VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

# МИКРО-МИЦЕТЫ ПОЧВ

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ МИКРОБИОЛОГИИ И ВИРУСОЛОГИИ
им. Д. К. ЗАБОЛОТНОГО

# МИКРОМИЦЕТЫ ПОЧВ

*Под общей редакцией
члена-корреспондента АН УССР
В. И. БИЛАЙ*

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1984

УДК 582

**Микромицеты почв** / Билай В. И., Элланская И. А., Кириленко Т. С. и др.; Под общ. ред. Билай В. И.— Киев : Наук. думка, 1984.— 264 с.

В книге освещены общие положения о микромицетах как компонентах экосистем, их биологическая функция в процессах превращения сложных веществ. Обсуждаются результаты многолетних исследований микофлоры неокультуренных и окультуренных почв, ризосферы важнейших сельскохозяйственных растений и лесных пород. Приводятся данные о распространении и физиологических особенностях отдельных экологических и таксономических групп микромицетов, а также освещается их роль в процессах трансформации органического вещества в почве.

Для микробиологов, химиков, биохимиков, преподавателей и студентов биологических факультетов вузов.

Ил. 37. Табл. 39. Библиогр.: с. 235—262.

Авторы

*В. И. Билай, И. А. Элланская, Т. С. Кириленко, А. С. Бухало, В. Ф. Павленко, Э. З. Коваль, Н. Н. Жданова, А. Г. Шеховцов, В. Н. Борисова, Т. И. Билай, В. А. Захарченко, А. И. Василевская*

Рецензенты Р. И. Гвоздяк, И. А. Дудка

Редакция физиологической, биохимической и медицинской литературы

М $\frac{2003000000\text{-}300}{М221(04)\text{-}84}$ 263-84

© Издательство «Наукова думка»

*Светлой памяти нашего учителя*
*члена-корреспондента АН УССР*
*Николая Макаровича ПИДОПЛИЧКО*
*посвящается*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Микромицеты почвы составляют неизменный компонент различных биоценозов во всех их звеньях: взаимоотношениях с высшими растениями, почвенной фауной, бактериями, круговороте веществ в природе и создании почвенного плодородия, взаимосвязи с твердой, жидкой и газообразной фазами почвы.

Экологические исследования предполагают несколько этапов: определение видового состава организмов биогеоценозов, их доминирующих видов, установление характера и причин формирования консортивных связей, сукцессий организмов и физиолого-биохимических основ этих процессов. Последние вопросы наименее изучены и в современной экологии, в том числе экологии почвенных микромицетов, им уделяется значительное внимание.

Микромицеты, обладающие значительной полиморфностью, способны осуществлять как локальное, так и пространственное заселение субстратов, осуществлять трансформацию многочисленных органических и минеральных соединений в белок и другие физиологически активные метаболиты. Кроме этого, гифы микромицетов, которые обладают поглотительной, адсорбционной и выделительной функциями, представляют собой субстрат, вокруг которого происходит интеграция многих других организмов, возникают их характерные ассоциации и сукцессии. При этом продукты метаболизма разных видов микромицетов способны синтезировать и выделять в окружающую среду метаболиты биотического и абиотического действия на другие организмы, высшие растения. Микромицеты, составляющие ассоциации на низших фазах трансформации органического вещества почвы, играют важную роль в создании почвенного плодородия. Наконец, многие виды микромицетов почвы являются источником контаминации многих субстратов окружающей среды и индикаторами ее состояния.

В настоящей работе изложены результаты многолетних исследований видового состава почв окультуренных и естественных биогеоценозов. Н. М. Пидопличко, под руководством которого выполнялись эти исследования, писал: «Зная микофлору культурных растений, можно при выборе предшественника создавать преобладание (или почти полное отсутствие) тех или иных видов грибов в почве для

последующего посева» (1975). В этом заключается одно из основных значений изучения видового состава микромицетов в почвах окультуренных и естественных биогеоценозов. Существенное значение для подобного рода исследований имеют методы исследований, в предлагаемой работе использованы не только традиционные методы серийных разведений, но и прямого определения заселения микромицетами корней разных растений и растительных субстратов в различных типах почвы и растительных ассоциациях. Селективные методы исследований позволяют изучать жизнь микромицетов в почве, выявлять отдельные более или менее специфичные их экологические группы по трофическим связям, отношению к различным факторам.

Монография содержит описание видового состава и распространения разных видов некоторых экологических групп грибов. Авторы надеются, что публикуемые в ней данные будут полезны для специалистов в области общей микологии и отдельных ее разделов.

Член-корреспондент АН УССР
*В. И. БИЛАЙ*

# МИКРОМИЦЕТЫ – КОМПОНЕНТЫ ПОЧВЕННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ (ФРАГМЕНТЫ К ЭКОЛОГИИ ПОЧВЕННЫХ МИКРОМИЦЕТОВ)

Согласно современным представлениям многих биологов и большинства микологов, грибам, характеризующимся специфическими физиолого-морфогенетическими особенностями, присвоен статус самостоятельного царства живых организмов. Они представляют широко распространенную и разнообразную группу организмов различных ступеней эволюционной организации и распространения в природе. По количеству видов грибы занимают третье место после животных и высших зеленых растений. Считают, что их число достигает 100 000, среди них микромицеты представлены примерно 50 000 видов. Интенсивное исследование новых природных ранее не изучаемых местообитаний грибов (в водоемах, пустынях и др.) позволило на протяжении последних трех десятилетий обнаружить многие новые виды.

Микромицеты, составляющие одну из многочисленных групп грибов, различающихся таксономическим положением и экологическими местообитаниями, обобщены на основании образования микроскопических органов размножения, нередко обнаруживаемых с помощью увеличительной оптики. К почвенным микромицетам относятся главным образом виды класса дейтеромицетов (Deuteromycetes), многие виды класса сумчатых (Ascomycetes), отдельные виды классов оомицетов, зигомицетов, реже базидиомицетов.

По признаку размера плодовых тел грибы почвы представлены двумя основными группами: 1) макрофиты, имеющие крупные плодовые тела, которые образуются на поверхности почвы или в почве, относятся к базидиальным и сумчатым; 2) микрофиты, имеющие плодовые тела малых размеров, в основном принадлежат к классам дейтеромицетов, реже сумчатых, оомицетов, зигомицетов, сюда же могут быть включены и слизевики. К наземным макрофитам относятся многочисленные виды базидиальных шляпочных грибов. Они преимущественно распространены в лесных почвах, нередко являются микоризообразователями или разрушителями древесных пород.

Почва служит не только местообитанием большинства грибов. В ней грибы существуют как в виде покоящихся (переживающих)

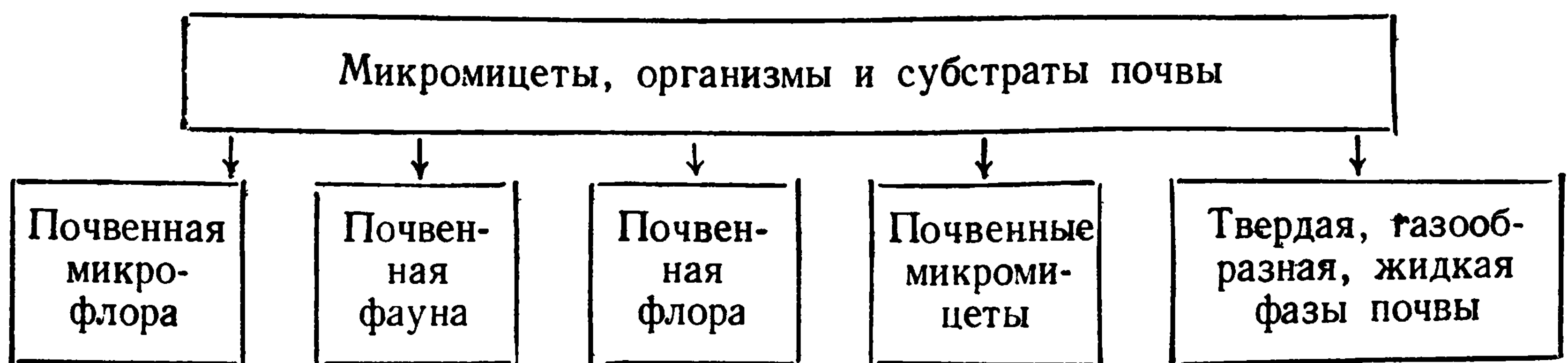



Схема 1. Взаимосвязь микромицетов с организмами и субстратами почвы.

структур, так и в активной фазе метаболизма, осуществляемого прорастающими спорами, растущим мицелием и его видоизменениями. Более того, многие виды почвенных грибов являются «инициаторами» формирования специфических экологических групп грибов в гидро- и аэросфере. Почвенными грибами считают такие, которые обитают в почве и различных субстратах, находящихся в ней. Представители этой экологической группы играют большую роль в процессах, связанных с превращением и новообразованием органического вещества, специфических метаболитов, оказывающих биотическое и абиотическое действие на других представителей компонентов биоценозов — высшие растения, микроорганизмы, почвенную фауну, т. е. на формирование их ассоциаций, почвообразовательные процессы (схема 1).

Первые сведения о почвенных грибах относятся к концу XIX ст. и связаны с установлением наличия в почве более или менее постоянного их видового состава, характерного для разных типов почв и растительного покрова. В пятидесятых годах XX ст. сложилось экологическое направление в изучении почвенных грибов, которое позволило установить изменение микрофлоры почв в зависимости от почвообразовательного процесса, изменение состава микофлоры при образовании подзолистых почв из карбонатов, преобладание грибов в кислых почвах, хотя впоследствии было обнаружено, что определенные виды микромицетов могут преобладать в нейтральных и щелочных почвах. Выявлены специфические виды, преобладающие в связи с оподзоливанием бурых почв и сменой растительности. Значительные успехи достигнуты в исследовании почв пустынь, тропических и арктических, но особо актуальное значение приобрело изучение микромицетов окультуренных почв и характера взаимоотношений отдельных, часто преобладающих видов с культурными растениями, их взаимоотношений на разных фазах роста и в зависимости от различных факторов. В настоящее время характер растительности и его влияние на состав микофлоры признается одним из ведущих факторов в процессах смены видов грибов на разных стадиях развития растений, т. е. во времени, не только для окультуренных, но также для лесных и других почв.

Экология почвенных микромицетов, как и других организмов, изучается с целью выявления зависимости формирования преобладающих видов от многочисленных факторов: характера почвооб-

разовательных процессов, типа почвы, характера растительности, изменения многих факторов во времени (температура, влажность и др.) и в пространстве. Выявлены две основные экологические группы грибов: эвритопные виды, имеющие широкий ареал, и стенотопные с ограниченным ареалом. Экология грибов также изучается в аспектах:

аутоэкологии, т. е. частной экологии,— изучения особенностей грибов, обусловливающих их существование в определенных экологических нишах, влияние факторов среды (биотических и абиотических) на процессы их жизнедеятельности и распространения в определенных условиях;

синэкологии, или общей экологии, т. е. трофодинамики — вскрытия трофических связей грибов с субстратом, выявления сукцессий видов на субстрате, расчетов их продуктивности в различные периоды времени, скорости обмена веществ и энергии.

При экологических исследованиях почвенных грибов изучается изменение численности популяции в зависимости от воздействия других факторов. Связанная с особенностями гифального роста экология грибов является также пространственной: известно, что тяжи высших базидиальных грибов имеют протяженность до 10—15 м. Мицелий тоже простирается на довольно большие расстояния, практически при наличии питательных веществ рост тяжей в длину может быть неограничен. Это — отличительная особенность от других, более «локальных» организмов почвы.

Вопросы экологии почвенных грибов включают: определение численности видов и их распространения в ценозе; распределение по субстратам (диапазон их использования) — узкая и широкая субстратная специфичность; распределение в пространстве — пространственная структура грибных сообществ почвы.

Для каждого типа почвы и растительной ассоциации характерен специфический состав микромицетов — виды доминирующие, «случайные», редко встречаемые. Одним из фундаментальных вопросов экологии микромицетов почвы, как и вообще почвенных грибов, является выяснение их места и роли в экосистеме, отношение с другими компонентами экосистемы (Каламеес, 1971; Дудка и др. 1976; Томилин, 1977; и др.).

Положение организмов в экосистеме определяется в первую очередь их трофическими связями, т. е. ролью в цепи превращений веществ и энергии в природе. Экология грибов, как и других организмов, изучается также с точки зрения их трофических связей, определяющих смену видов в экосистемах (т. е. как составных компонентов экосистем) и характер взаимоотношений грибов с другими организмами почвы (см. схему 1).

Взаимоотношения почвенных грибов с другими организмами почвы носят контактный характер (прямая связь) и неконтактный (косвенная связь), главным образом через продукты первичного и вторичного метаболизма. При этом четко выраженной особенностью многих видов, в том числе почвенных грибов, является

трансформация образуемых метаболитов вне клеток мицелия через мембранные системы и клеточные оболочки (их поры) гиф.

Климат влияет на почву, растения, животных и микрофлору в основном односторонне, в то время как взаимоотношения между флорой и фауной, с одной стороны, и почвой и микрофлорой — с другой, отличаются преимущественно взаимовлиянием, т. е. носят прямой и обратный характер или составляют даже тройственный цикл.

Растения и животные взаимно влияют на почву и микрофлору, последняя также взаимосвязана с почвой. Трофические связи микромицетов почвы с другими организмами и друг с другом определяются комплексом их морфолого-физиологических особенностей.

Кратко остановимся на характеристике наиболее существенных их признаков. Большинство грибов по типу питания относится к гетеротрофам, вернее, органотрофам, т. е. организмам, использующим в качестве источников энергии, доноров электронов и источника углерода органические вещества. Последние очень разнообразны, они могут быть растительного и животного происхождения и, как теперь известно, синтетическими соединениями.

Особенностью морфологического и функционального строения тела грибов является наличие гиф. Совокупность их образует сложную систему — мицелий. Гифальное строение и апикальный (верхушечный) рост создают благоприятные условия для пространственной колонизации субстрата, большего контакта с ним — протяженность значительно больше, чем у колониальных, локальных форм организмов. Апикальный рост обусловливает значительную в той или иной степени выраженную дифференциацию и метаболическую разнокачественность клеток гиф и мицелия, способствующую протеканию одновременно более разнообразных и ступенчатых процессов превращения веществ.

Биохимические особенности многих видов микромицетов заключаются в том, что они, являясь в основном аэробами, как это установлено в последние годы, обладают мощной системой гликолитического цикла, что создает возможность множественных путей метаболизма органических соединений,— высокий уровень метаболизма, включения в определенных условиях не только основных, но и альтернативных путей.

Многие виды почвенных микромицетов обладают очень активными системами окислительных и гликолитических ферментов, в основном они аэробы. Эти грибы отличаются высокой эффективностью использования органических источников энергии — в природных условиях они адаптировались к усвоению трудно растворимых органических соединений. Некоторые виды способны к росту в частично анаэробных условиях. Наряду с этим многие почвенные микромицеты являются ауксотрофными по отношению к аминокислотам, витаминам, коферментам и другим метаболически важным соединениям, т. е. способны к синтезу их при использовании минералоуглеродных соединений. Такая способность может обусловливать определенные функции этого звена в ассоциативной

деятельности организмов в природе, создавая необходимые соединения для других, обеспечивая высокий уровень метаболической адаптации.

Наконец, многие виды, особенно класса дейтеромицетов, обладают гетерогенной структурой ядерного аппарата, многообразием полового и бесполого размножения и чередования гаплоидных и диплоидных фаз в жизненном цикле, гетерокариоза, парасексуального процесса и др., что обусловливает их большую изменчивость, гетерогенность внутривидовой популяции, способность к адаптации к разнообразным, часто экстремальным, условиям среды.

В процессе жизнедеятельности почвенные микромицеты вступают в различные взаимоотношения друг с другом, высшими растениями, микроорганизмами, представителями почвенной фауны: биотические, мутуалистические, симбиотрофные, абиотические. Количественный и видовой состав сапрофитных, корнеобразующих, паразитных, симбиотрофных, ризосферных и ризоплановых почвенных микромицетов в значительной степени определяется типом растительности.

Грибы, входящие в состав определенного биогеоценоза, характеризуются видовым составом, функциональными особенностями и пространственной структурой (Степанова, Мухин, 1979). Л. Г. Бурова (1977) дифференцирует экологические факторы, которые определяют рост, размножение и распределение макромицетов в биогеоценозах, на климатические и атмосферные, эдафические (трофические или субстратные), топографические и биотические. К последним относятся взаимоотношения грибов с другими организмами и друг с другом, которые, как отмечалось выше, носят разнообразный характер: антагонизма, мутуализма, симбиоза, паразитизма. В местных биогеоценозах синузии микоризообразователей и ксилофитов трофически связаны с древостоем, определяющим численность, видовой состав и сукцессии макромицетов.

Экологи, изучающие макромицеты в различных фитоценозах, устанавливают такие основные функциональные структуры видов: сапрофиты, паразиты, микосимбиотрофы; среди сапрофитных форм выделяют факультативные паразиты, ксилофиты, подстилочные, гумусовые и др.

При определении функциональной роли отдельных видов существенное значение имеют их численность, доминирующие виды, характер и направленность превращения определенных субстратов. Изменение содержания различных экологических групп высших базидиомицетов отмечено в лесных насаждениях степной зоны УССР в зависимости от характера и происхождения растительности (табл. 1) (Вассер, Солдатова, 1977).

Современное состояние и проблемы изучения роли грибов в консортивных связях различных биогеоценозов обстоятельно изложены И. А. Дудкой и соавт. (1976). В общем, характеризуя представленные ими данные, можно отметить, что роль грибов, особенно микромицетов, в консортивных связях в различных био-

Таблица 1. **Основные группы высших базидиомицетов лесных массивов степной зоны Украины, % к общему числу видов**

| Место произрастания грибов в естественных условиях | Подстилочные и гумусовые сапрофиты | Микоризные | Лигноорильные | Копроорильные | Гербофильные |
|---|---|---|---|---|---|
| *Естественные лесные массивы* | | | | | |
| Леса | | | | | |
| продолжительнопоемные | 36,2 | 29,1 | 22,4 | 12,3 | 0 |
| краткопоемные | 36,7 | 34,3 | 19,0 | 7,5 | 2,5 |
| аренные | 35,5 | 39,5 | 18,5 | 6,5 | 0 |
| байрачные | 28,5 | 43,3 | 21,6 | 6,5 | 0 |
| Комки | 24,0 | 55,5 | 14,2 | 6,3 | 0 |
| *Искусственные лесные массивы* | | | | | |
| Леса | | | | | |
| дубовые | 41,2 | 23,4 | 29,5 | 4,5 | 1,4 |
| сосновые | 39,9 | 44,5 | 9,1 | 3,9 | 2,6 (бриофильные) |
| белоакациевые | 75 (агарикальные грибы) | 0 | 20 | 5 | 0 |
| смешанные | 38,5 | 25,8 | 31,7 | 3,2 | 0,8 (бриофильные) |
| Дендропарки и ботанические сады | 54,3 | 19,4 | 23,4 | 2,9 | 0 |

геоценозах изучена весьма недостаточно, в разнообразных аспектах и механизмах их физиолого-биохимического действия.

И. А. Дудка (1977) считает, что водные гифомицеты трофически и биологически связаны с субстратами листовой подстилки на дне водотоков. Автор рассматривает их как компоненты филореофильного биоценоза, который под влиянием скорости течения и турбулентности потока подвержен смещению по продольному и поперечному сечениям водотока. Под влиянием этих факторов отмечается не только адаптация к субстрату, но и морфогенетическая адаптация водных гифомицетов к данным условиям существования — внутрисубстратный рост мицелия, особенности морфологии конидий и др.

Видовой состав грибов того или иного биоценоза зависит от характера питающего субстрата, температуры, влажности, света и других факторов. Однако кроме этих основных факторов, обусловливающих не только функциональное, но и пространственное распространение грибов, видовой состав зависит от степени флористической насыщенности фитоценозов, их пространственного положения, амплитуды вертикального и горизонтального распространения, характера свойственных отдельным видам жизненных форм, биохимической структуры доминирующих видов.

Предложена схема консортивных связей цветковых растений и микромицетов, основывающихся на характере взаимоотношений: микотрофности, степени и природе паразитизма (Симонян, 1976; Симонян, Барселян, 1977).

Типы консорций микромицетов и высших растений, возникающих в степных биогеоценозах УССР, включают функциональные связи облигатных паразитных грибов с питающими растениями: факультативными сапрофитами и паразитами и с облигатными сапрофитами (Дудка и др., 1977).

Специфика видового состава микромицетов ризосферы ели, сосны, дуба и березы проявляется уже на ранних фазах роста древесных пород. Антибиотические свойства преобладающих грибов в пределах консорции с одной древесной породой почти не наблюдаются, но более четко они проявляются между видами грибов из микосообществ ризосферы разных древесных пород. Полученные результаты интерпретируются как проявление адаптации в процессе длительного совместного существования к внеклеточным продуктам метаболизма, типичным для данного микологического сообщества видов микромицетов (Каримбаева, Сизова, 1977).

Специфичность и разнообразие количественного и видового состава микромицетов показаны для лесокустарниковых типов растительности Иссык-Ата-Шамсинского района северного склона Киргизского хребта. Наиболее разнообразен состав грибов еловых (89 видов, форм, разновидностей), арчовых (83), рябиновых (53), произрастающих во влажных условиях с обильным подлеском и кустарниковым ярусом; малочислены состав и количество видов ксерофитных кустарников, растительности скал и осыпей; отсутствуют грибы на искусственных насаждениях березы (1 вид) и сосны. Выделенные грибы представлены типами микосинузий: филлофильной, лигнофильной, микофильной, подстилочными сапрофитами (Мосолова, 1977). Показано, что консортивные связи фитопатогенных грибов и дикорастущих растений нередко оказывают существенное влияние на распространение и вредоносность заболеваний различных культурных растений и формирование их консортивных связей в агрофитоценозах (Дорожкин и др., 1977).

Сапрофитные виды эпифитной микофлоры листьев томатов (Cladosporium sphaerospermum, Trichothecium roseum, Trichoderma viride) ингибируют заражение листьев растений фитопатогенными грибами (Botrytis cinerea, Septoria lycopersici, Cladosporium fulvum). С другой стороны, при развитии патогена создаются условия (увеличение проницаемости клеточных стенок, экзоосмос из листьев и др.), благоприятные для заселения их сапрофитными видами эпифитных грибов (Кашйап, Левкина, 1977).

В зависимости от вида растительности формируются в различных агроценозах синузии с неодинаковыми численным, видовым составом грибов и их патогенностью для данных видов растений. В агробиоценозах Молдавии — садах, виноградниках, посевах овощных, плантациях эфироносов — обнаружено соответственно на плодовых культурах более 350, на эфиромасличной розе 160, чер-

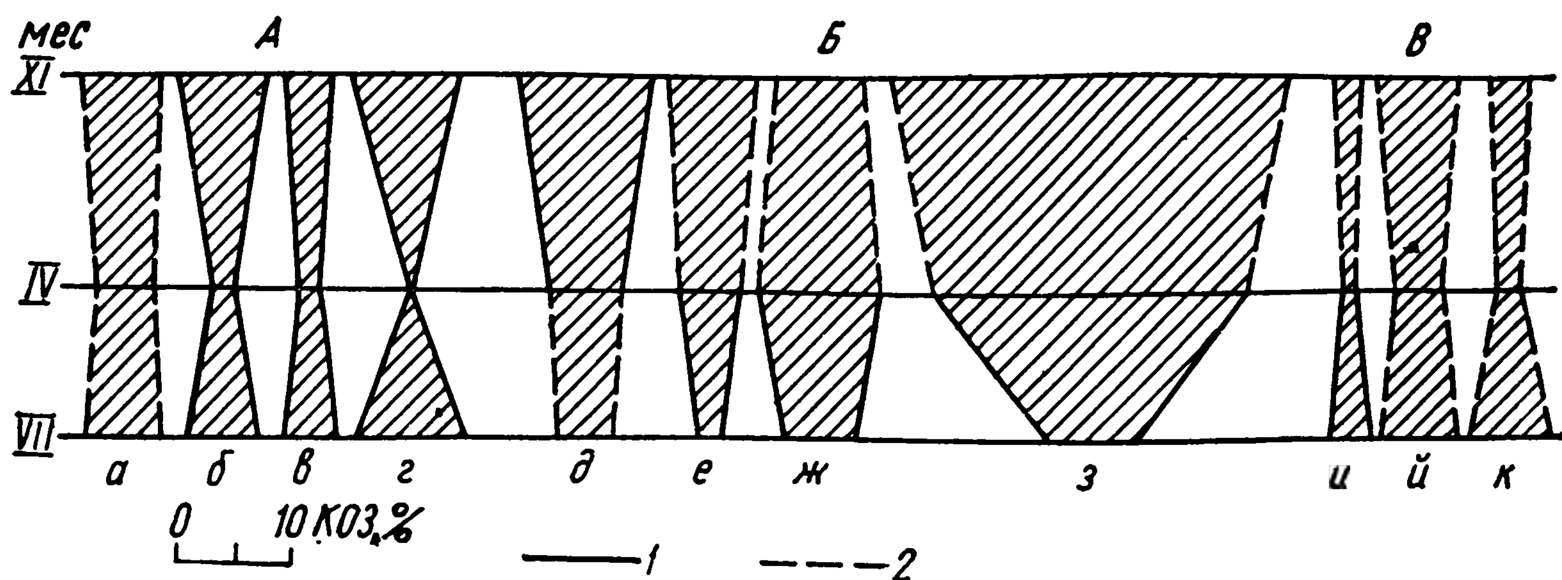



Рис. 1. Заселенность грибами опавших листьев и хвои в различных типах и группах типов лесов УССР (по Борисовой, Двойнос, 1977):

*А* — равнинные леса (*а* — боры, *б* — суборы, *в* — судубравы, *г* — дубравы); *Б* — Карпаты (*д* — предгорье, *е* — 350—400 м, *ж* — 450—750, *з* — 1200—1350); *В* — Крым (*и* — 180—300 м, *й* — 550—750, *к* — 950—1050); *1* — отличия значительные (*P* — 0,95), *2* — незначительные.

ной смородине 102 вида грибов. На древесных и кустарниковых растениях преобладали аскомицеты, среди лигнофильных синузий — пикнидиальные и пиреномицеты с ксерофитными чертами строения (толстостенные и строматические плодовые тела, темноокрашенные и муральные споры и др.). Микосинузии травянистых растений преимущественно представлены зиго- и оомицетами, гифомицетальными видами (всего около 100), на виноградной лозе обнаружено до 400 видов, характерных для синузий древесных, кустарниковых и травянистых растений (Папушой и др., 1977).

В различных типах альпийских и субальпийских почв горно-лугового и горно-лесного поясов северного макросклона Большого Кавказа (Кавказский заповедник) в гумусово-аккумулятивных горизонтах с высоким содержанием органических веществ (11—33 %) длина мицелия достигает 1000 м/г в почвах под буко-пихтарниками и пихтарниками (1200—1300 м/г почвы), а биомасса в течение вегетационного периода — 1,0—4,85 м/г почвы (Ефремов, Асеева, 1982). Установлено неодинаковое заселение грибами лиственного опада разных типов леса (рис. 1).

Отмечена более или менее четко выраженная разница в видовом составе микромицетов почвы ризосферы озимой пшеницы в монокультуре и севообороте (Элланская и др., 1982) в окультуренных и неокультуренных почвах Полесья и Лесостепи УССР (Кириленко, 1982). В ризосферно-прикорневой зоне пустынных растений — эдификаторов каргана (Solsola dendroides), арпагана (Eremopyrum orientale) и однолетних солянок (Climacoptera lanata) обнаружено значительное число грибных зародышей, главным образом сухоспоровых видов грибов; их численность соответственно достигала 451; 259 и 79 тыс/г сухой почвы.

Количество видов грибов было разным: в корневой зоне первого растения — 57, второго — 37, третьего — 25. Наиболее широко распространены некоторые виды Aspergillus (5 видов), пенициллиев (3 вида), а также виды темноокрашенных грибов — Alternaria alternata и Stemphylium botryosum (Онезова, Оразов, 1977).

Отмечена сезонная динамика видового состава грибов в бурых горнолесных почвах Уссурийского заповедника (Егорова, 1977), в почвах лугового биоценоза в районе биогеоценологического стационара «Малинки» Института ботаники АН СССР. Более значительное число грибных колоний отмечено в луговой ветоши (до 90 тыс/г) по сравнению с содержанием их в почве (10—50 тыс/г) (Запрометова, 1977). Существенное влияние на состав сообществ микромицетов разных типов почв под красным клевером, люцерной, тимофеевкой луговой оказывают высшие растения. Сукцессии ризосферных грибов обусловлены спецификой выделительной функции корневой системы и составом отмирающих клеток корней (Лагаускас, Шляужене, 1977).

В слабодерново-среднеподзолистой почве ельника и среднедерново-среднеподзолистой почве березняка в районе Малинской биогеоценологической станции Института ботаники АН СССР установлены различия в структуре комплексов видов микромицетов в зависимости от типов почвы и растительности. Так, например, из почвы ельника (горизонт А) выделено 54 вида микромицетов, из которых только 15 являются типичными, а в почве березняка их только 11, среди типичных видов установлены доминирующие, частые и редкие (Озерская, 1980).

В ризосфере хлопчатника, люцерны и дикорастущих растений галофилов окультуренных и целинных почв зоны влияния Каракумского канала количество типичных видов также отличалось в зависимости от типа почвы и вида растений. В ризосфере хлопчатника из 42 выделенных видов типичными были 9, в ризосфере люцерны из 32 — 6 (Конопленко, 1982).

Живые растения представляют сложную динамичную экологическую нишу для почвенных микроорганизмов, которые обитают в тканях растений и на поверхности. Микромицеты вступают с высшими растениями в отношения симбиоза, мутуализма, паразитизма и многие другие. Например, эпифитная микофлора может выделяемыми метаболитами защищать растение от патогена. Микоризные грибы также образуют вещества, препятствующие проникновению патогена (схемы 2, 3).

Физиологические основы изучения распространения и жизнедеятельности микромицетов, как и других организмов, в почве являются составной частью обширной проблемы экологии почвенных грибов. Эти исследования предполагают выяснения взаимоотношений этой группы организмов с другими, высшими и низшими, с факторами среды (рН, типом почвы, влажностью) и др. В настоящее время известно, что эти факторы определяют адаптационные особенности метаболических процессов, т. е. физиологическую реакцию грибов. Более того, уже имеется достаточно данных о том, что в основе многих морфогенетических процессов грибов лежат также физиологические процессы, связанные с образованием метаболитов, специфически индуцирующих рост и размножение грибов. Поэтому, очевидно, вопросы о физиологических

основах распространения и жизнедеятельности грибов в почве могут составлять часть экологии, которую можно назвать экологической физиологией, выясняющей физиологические механизмы и их особенности у грибов, обусловливающие их ассоциативные взаимоотношения в определенных почвенно-климатических условиях (биогеоценозах). Эта область включает большое число вопросов и, естественно, в пределах главы не может быть даже в прибли-

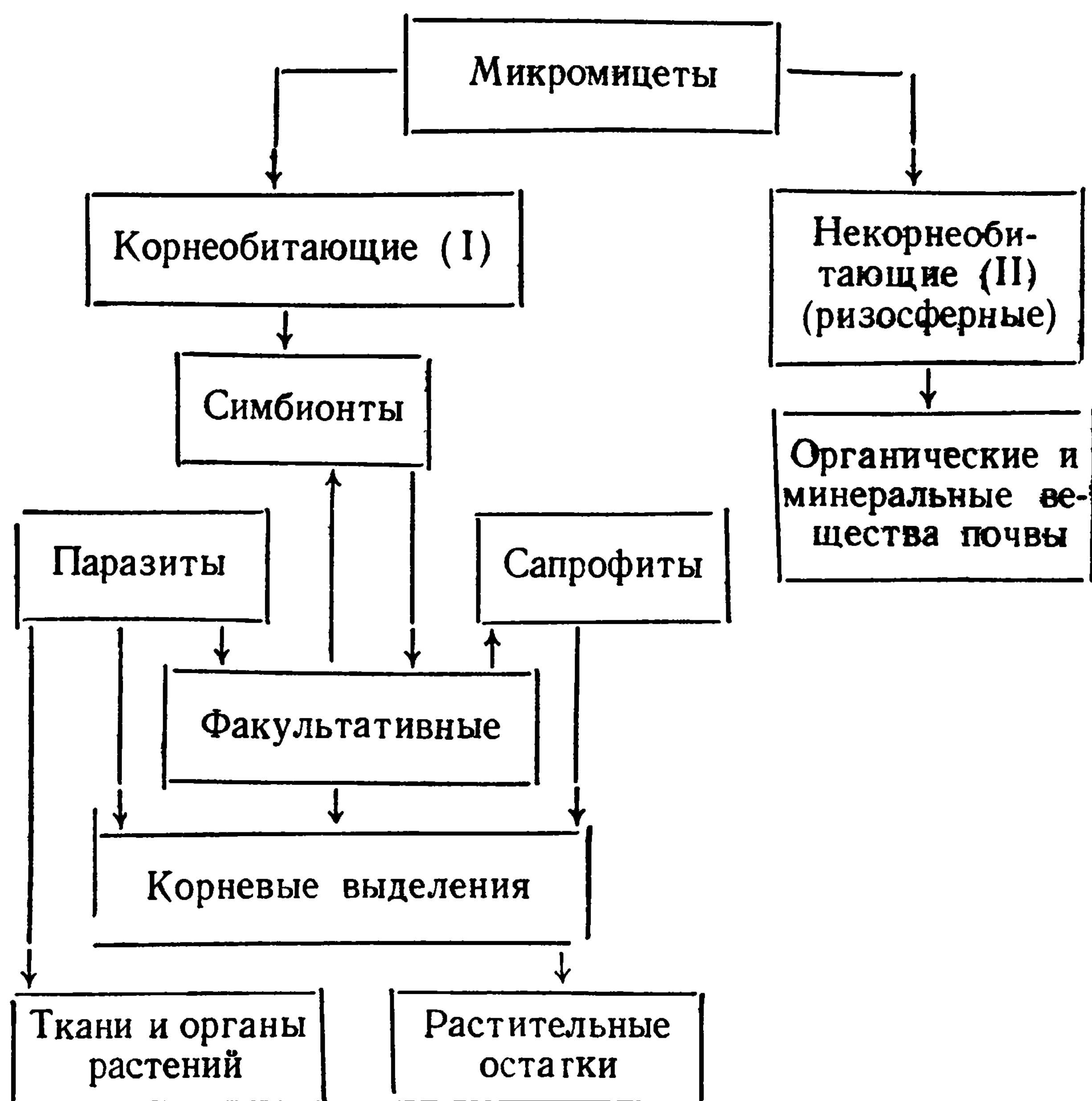



Схема 2. Взаимоотношения микромицетов почвы с растениями.

зительном плане освещена. Физиологические процессы трофического порядка как первичный фактор, вокруг которого происходит селективный отбор разных видов, связанных с их способностью использовать определенные субстраты для процессов метаболизма, составляют одно из существенных звеньев в процессе сукцессий микромицетов и формирования ассоциаций. На примере трофических связей микромицетов почвы с высшими растениями и в связи с трансформацией целлюлозы микромицетами почвы многие вопросы физиологических основ их экологии прослеживаются довольно четко (рис. 2, 3).

Мы попытались представить схематически распределение грибов по использованию растительных субстратов (схема 2).

Проникновение в растение или растительный субстрат происходит благодаря наличию экстрацеллюлярных и локализованных на поверхности растущего конца гифы ферментов, катализирующих разрушение растительных субстратов, быстроту роста и внедрения в субстрат. Наличие ферментов, трансформирующих полимеры

растительных клеток в мономеры, затем вовлекаемые в процессы метаболизма и вновь в синтез полимеров клеток, является, таким образом, одним из важных факторов формирования грибных сообществ в почве. Состав субстрата и активность ферментов, конкурентная способность данного вида гриба и др. составляют комплекс физиологических свойств, позволяющих быстро осваивать субстрат. Наличие и последовательная индукция ферментов на растущем апексе гифы или поверхности ее клеток является одним из обязательных условий первичного проникновения в субстрат,

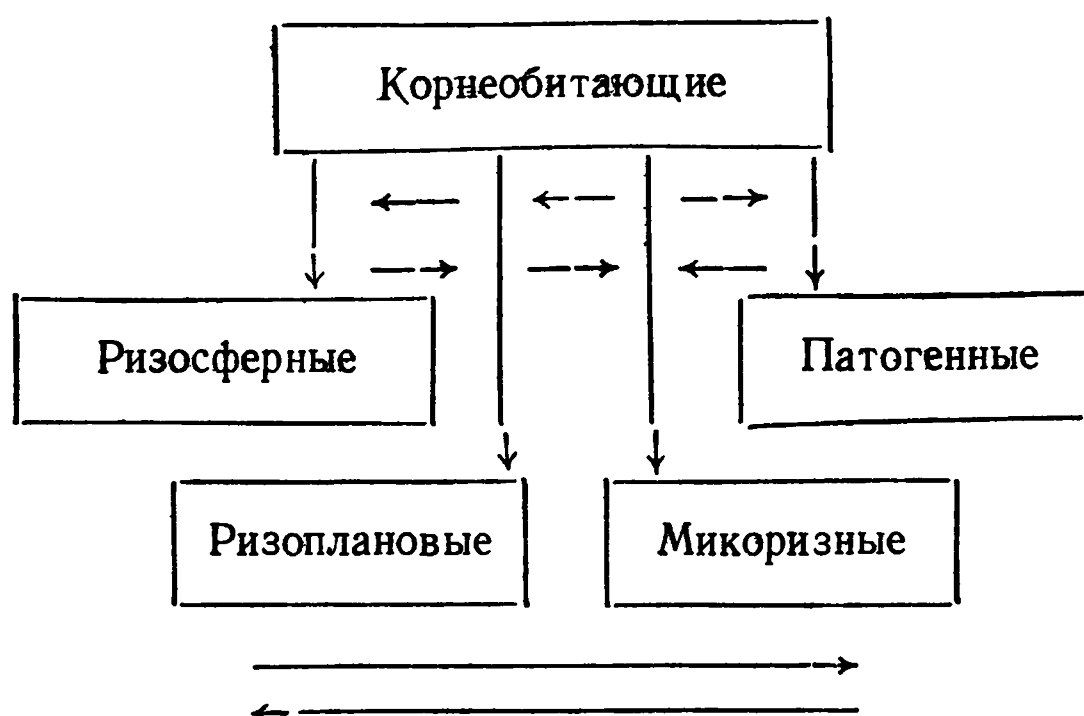



Схема 3. Группы корнеобитающих микромицетов.

хотя для паразитных грибов оно обусловлено еще специфической морфологической организацией растений, наличием устьиц и других структур.

Заселение растительных и других субстратов грибами носит циклический и непрерывный характер. В зависимости от степени его изменения у разных видов растений в различных фазах роста и в результате жизнедеятельности грибов происходит смена их видового состава и ассоциаций с другими почвенными организмами. Наиболее общий пример — грибы-паразиты после гибели растения сменяются сапрофитными. Из последних развиваются более или менее выраженные их сукцессии по способности усваивать компоненты мертвых клеток растений в качестве источников углеродного и азотного питания.

Растение и растительные субстраты создают как относительное постоянство, так и динамичность среды в почве. Состав корневых выделений и растительные остатки изменяются не только циклически, но и по сезонам года. При этом различное использование субстрата влияет прямо или косвенно не только на изменение видового состава микромицетов почвы, но и на прорастание спор, рост, размножение, распространение, выживаемость отдельных видов (Alexander, 1971; Griffin, 1972; Билай, 1975; Pugh, 1980).

При изучении взаимоотношений различных групп организмов в природных и культурных биогеоценозах важную роль приобре-

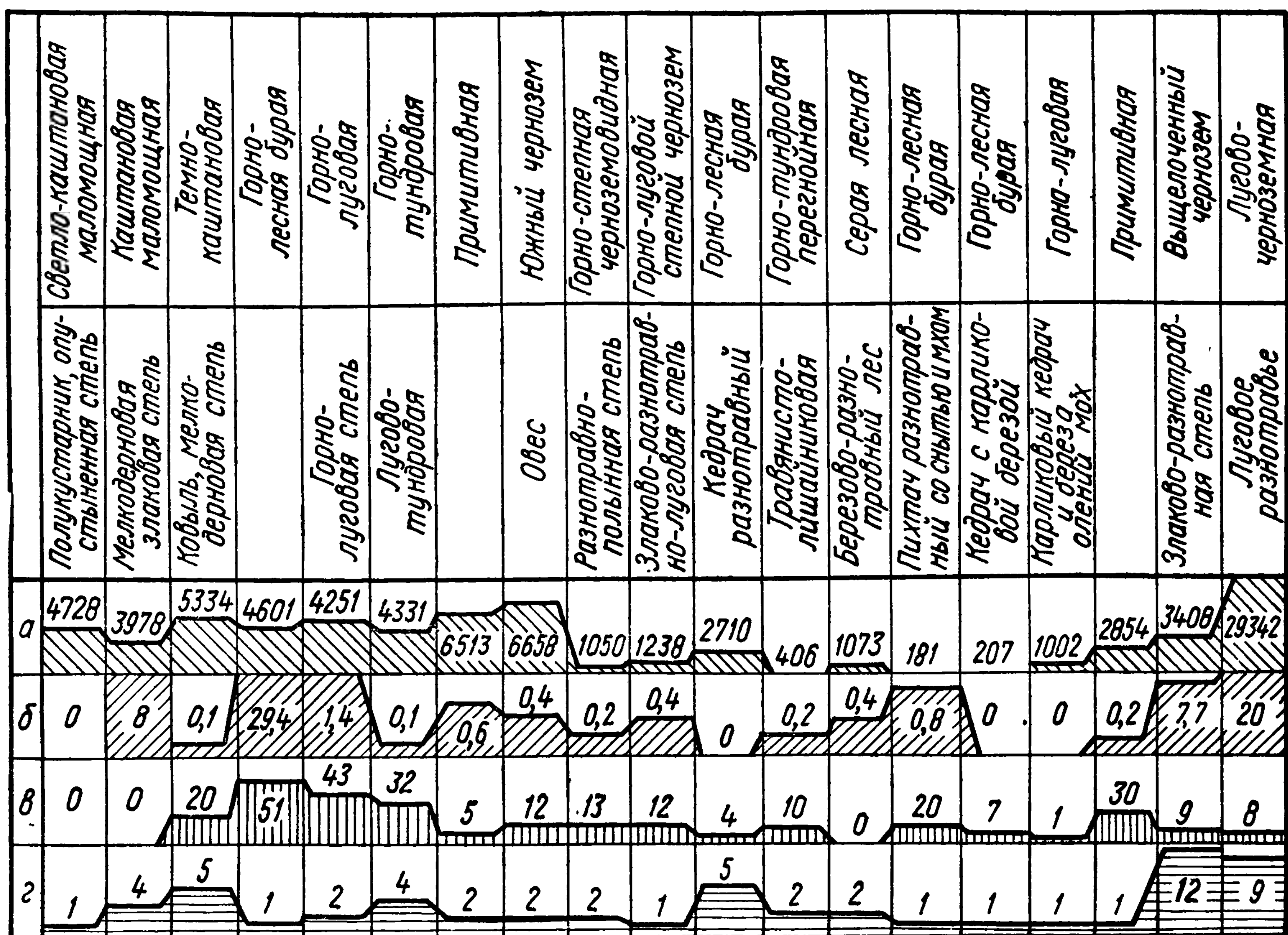



Рис. 2. Целлюлозоразрушающие грибы основных типов почв Западной Сибири (по Наплековой, 1974):

*а* — общая численность микроорганизмов (бактерий, грибов), тыс/г почвы; *б* — грибы, разрушающие целлюлозу, тыс/г почвы; *в* — целлюлозоразрушающие грибы, образующие комочки почвы; *г* — число видов целлюлозоразрушающих грибов.

тает знание уровня и характеристики поступающих в биогеоценоз органических веществ, являющихся основным энергетическим материалом для жизни растений, животных и микроорганизмов. Особое место во всех биоценологических системах занимают зеленые растения (фитоценозы), которые в процессе фотосинтеза создают огромное разнообразие сложных органических веществ. Изучение уровня поступлений и характера превращений отдельных компонентов органических веществ растений в различных фитоценозах позволяет более конкретно выяснить роль этих веществ в формировании отдельных звеньев сложной цепи взаимоотношений организмов в фитоценозах.

Выяснение качественных и количественных изменений определенных компонентов растительных организмов имеет значение для понимания процессов накопления органического вещества в почве, его превращений, питания растений и почвенного плодородия. Процессы распада и характера превращений наземной массы (опада) органического вещества в различных типах растительных ассоциаций изучены значительно детальнее и обстоятельнее, чем подземной части (корня и корневых остатков). Корневая система, которая формируется на протяжении всей жизни растительного организма,

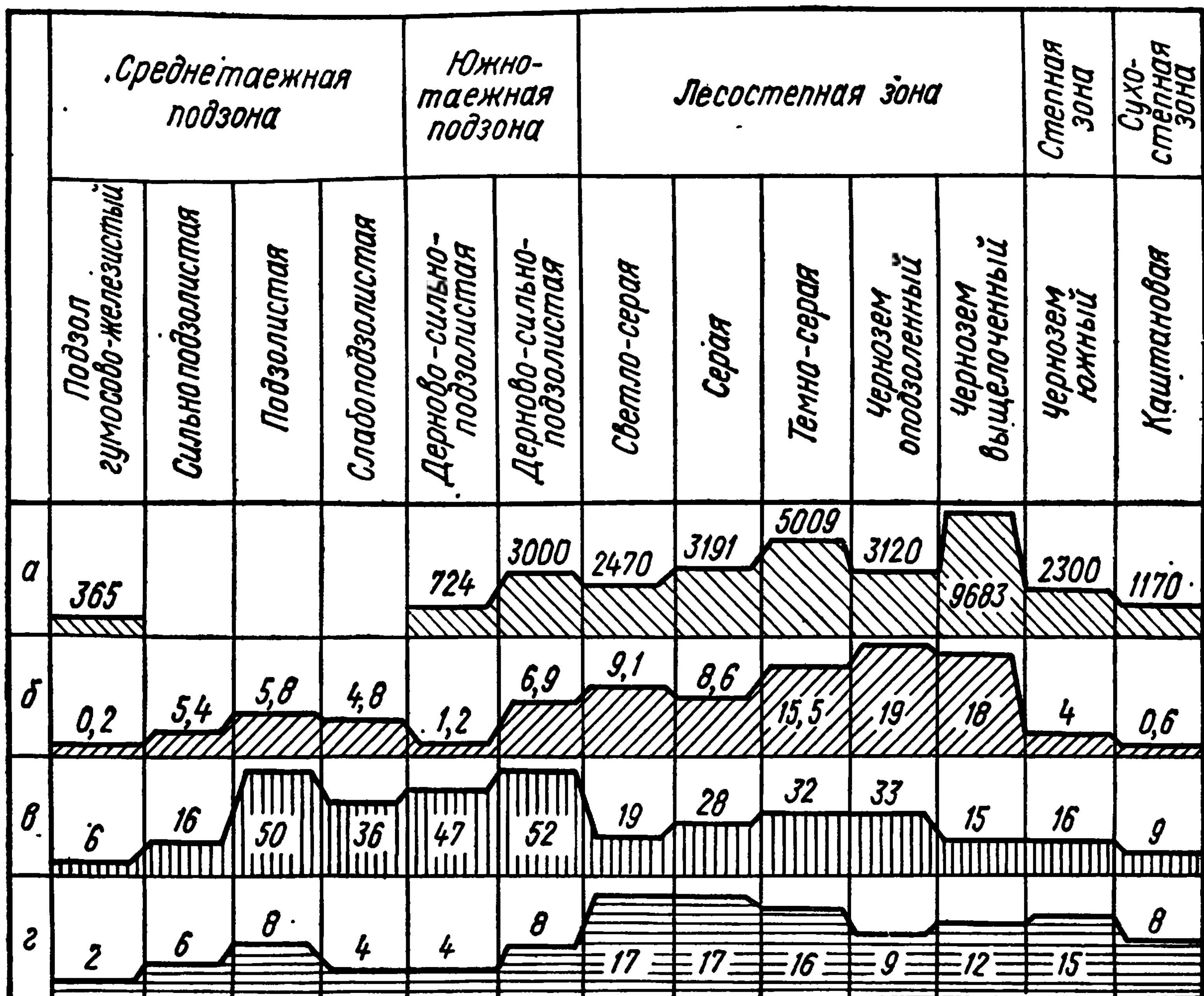



Рис. 3. Целлюлозоразрушающие грибы почв Горного Алтая (по Наплековой, 1974).

Обозначения (*а* — *г*) те же, что и на рис. 2.

выполняет разнообразные и сложные физиологические функции (поглотительную, метаболическую, транспортную, выделительную), характерные для отдельных растительных организмов и изменяющихся в процессе их вегетативного периода и в зависимости от условий культивирования (Сытник и др., 1972). Огромное количество целлюлозы содержится в клеточной оболочке однолетних культурных растений, но только незначительная часть ее используется при сборе урожая.

В полевых условиях длина корней одного растения, например кукурузы, без корневых волосков составляет 50—700 м. В пахотном горизонте длина скелетных корней у пшеницы — 18—80 м, у ржи — 26—100, у льна — 45 м. Длина корней люцерны в 1 м$^3$ почвы на первом году жизни составляет 19,8—45,8 км, на втором — 37,8—176,2 км (Гродзинский и др., 1974). Если наземную часть растений убирают с поля в виде урожая, то подземная, в частности корни, остаются в виде растительных остатков.

Интенсивность разложения растительных остатков микроорганизмами, в том числе разными видами микромицетов, в почве зависит от наличия доступных форм азота, доступности различных элементов минерального питания, повышающих их активность (рис. 2, 3).

**Таблица 2. Влияние целлюлозоразрушающих микроорганизмов на олигонитрофильные бактерии (по Наплёковой, 1971)**

| Микроорганизмы | Всего видов в опыте | Число видов, % | | |
|---|---|---|---|---|
| | | угнетают | стимулируют | не влияют |
| Бактерии | 12 | 0 | 100 | 0 |
| Грибы | 32 | 10 | 67 | 23 |
| Актиномицеты | 18 | 6 | 54 | 40 |

**Таблица 3. Биологическое закрепление микроэлементов целлюлозоразрушающими грибами (по Наплёковой, 1971)**

| Вид гриба | Закреплено на 1 г разложенной целлюлозы, мг | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Mn | B | Cu | Mb |
| Trichoderma lignorum | 4,5 | 0,014 | 0,001 | 0,04 |
| Trichothecium roseum | 2,7 | 0,031 | 0,018 | 0,34 |
| Stachybotrys atra | 1,3 | 0,046 | 0,003 | 0,07 |
| Alternaria alternata | 4,8 | 0,040 | 0,001 | 0,31 |
| Myrothecium verrucaria | 4,1 | — | — | 0,13 |

На активность целлюлозоразрушающих грибов влияет соотношение C : N в среде. Оптимальное соотношение C : N — это функция многих факторов, среди которых свойства видов микроорганизмов, количество источника углерода, его концентрация, экологические факторы (т. е. состав и pH среды, температура инкубации и т. д.), играющих важную роль. Отдельные виды грибов фиксируют азот атмосферы при росте на безазотистой среде с клетчаткой. Фиксация азота установлена химическим и изотопным методами (табл. 2, 3, 4).

Микроэлементы Mo, B, Cu, Mn оказывают определенное влияние на разложение целлюлозы и целлюлозолитическую активность грибов. Причем степень этих процессов, их активность зависят от сочетания этих элементов в среде. Считают, что грибы в процессе разложения клетчатки при наличии микроэлементов способны поглощать некоторые из них, особенно марганец и медь.

Масштабы геохимической деятельности микроорганизмов на земной поверхности определяются прежде всего наличием окисляемого субстрата — энергетического материала. Так как целлюлоза составляет основную часть растительных субстратов, то, по-видимому, микроорганизмы, разрушающие ее, обусловливают обогащение почв не только углекислотой и органическими кислотами, но и многими доступными ионами (фосфором, микроэлементами и т. д.), оказывая тем самым многостороннее действие на почвенные процессы.

Целлюлозоразрушающие микромицеты почв как один из элементов биоценоза могут выполнять двоякую роль: 1) участие в трансформации целлюлозосодержащих субстратов в углеродном звене круговорота веществ; 2) создание ассоциативных связей с другими организмами почвы путем накопления во внешней среде легко усвояемых углеводов (глюкозы, реже целлобиозы), продук-

Таблица 4. **Мобилизация фосфора труднодоступных фосфатов целлюлозоразрушающими грибами (по Наплёковой, 1971)**

| Вид гриба | Растворение $Ca_3(PO_4)_2$ | | Минерализация нуклеината натрия | |
|---|---|---|---|---|
| | Накоплено подвижной $P_2O_5$, мг на 100 мл среды | % | Накоплено подвижной $P_2O_5$, мг на 100 г песка | % |
| Acrostalagmus cinnabarinus | 2,0 | 3,4 | 5,6 | 74 |
| Aspergillus glaucus | 1,0 | 1,4 | 3,2 | 43 |
| Stachybotrys alternans | 16,0 | 17,0 | 4,3 | 58 |
| Verticillium cellulosae | 4,7 | 11,2 | 3,6 | 48 |
| Chaetomium fieberi | 6,3 | 13,3 | 2,0 | 30 |
| Sphaeronaema cespitosum | 11,1 | 17,0 | — | — |
| Stysanus stemonites | 7,3 | 9,2 | 5,4 | 72 |
| Alternaria alternata | — | — | 4,1 | 55 |
| Stemphylium verruculosum | 16,4 | 17,0 | 3,4 | 45 |

тов ферментативного расщепления целлюлозы и компонентов мицелиальной массы, образуемой в результате трансформации целлюлозы (схема 4).

Мицелий целлюлозотрансформирующих (как и иных) организмов представляет благоприятный объект трофического звена для многих других организмов, например насекомых, определенных видов микроорганизмов. В результате этого может возникнуть определенная система связей, названая гифосферой, отдельные компоненты которой развиваются вокруг гиф грибов, пространственно распространяющихся на значительное расстояние. В этом направлении исследования только начинают развиваться.

Наряду со спецификой формирования видового состава микромицетов в процессе трансформации целлюлозно-гемицеллюлозных и лигнинсодержащих субстратов аналогичные процессы происходят при трансформации таких субстратов, как хитин, углеводороды, различные белки (животных, растений, микроорганизмов), меланинов и других пигментов, т. е. многочисленных органических субстратов почвы. У разных видов микромицетов имеются специфические ферментативные системы, обусловливающие возможность заселения определенных субстратов в различных условиях (Коваль и др., 1977; Билай Т. И., 1979; Жданова, Василевская, 1982). В настоящей монографии приводятся некоторые данные этих авторов по физиологической экологии почвенных микроорганизмов.

Роль меланиновых пигментов в резистентности темноцветных грибов к воздействию различных неблагоприятных факторов и в их экологии установлена сравнительно недавно (Мирчинк, 1976; Лях, 1981; Жданова, Василевская, 1982; и др.). Меланиновые пигменты имеют также непосредственное отношение к гумусооб-

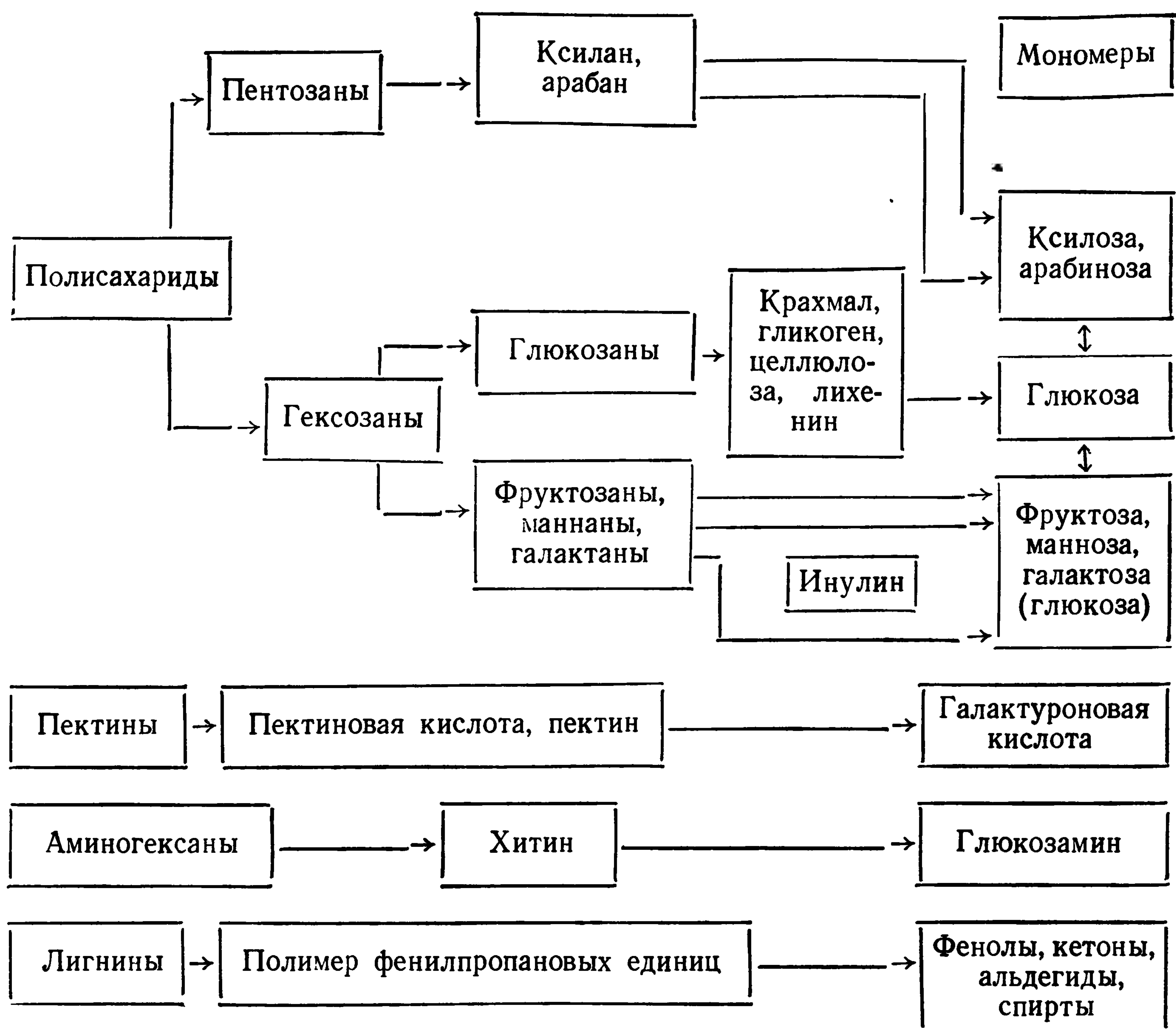



Схема 4. Основные полимеры клеточных оболочек высших растений и их мономерные единицы.

разованию, положительно влияют на рост культурных растений (Мелама, 1977).

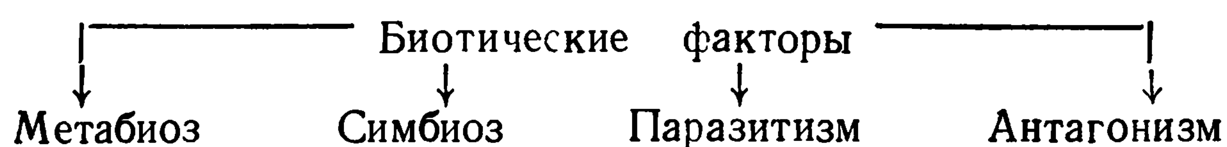
Пероксидазная активность почвенных микромицетов имеет различное экологическое значение. Она связана с процессами разрушения лигнина у древообразующих грибов, наибольшее число активных изолятов, образующих пероксидазу, отмечено на субстратах лесной подстилки. Показано, например, что в почве ризосферы сельскохозяйственных растений пероксидазообразующие штаммы составляют до 1,0—1,6 %, а в субстратах лесной подстилки в разные сроки выделения — 30—62 %. Пероксидаза инактивирует токсические препараты, такие, как окситетрациклин, монойодацетат, 2,4-динитрофенол (Борисова, Двойнос, 1971, 1973).

Между микофлорой и клетками растущего корня в почве создаются сложные взаимоотношения, которые влияют на функцию корня и его биодеградацию. Ризосферные микромицеты проникают в корковые ткани корня, поэтому этот субстрат можно рассматривать как имеющий экологическое значение во взаимоотношениях почвенных грибов с окружающими условиями. В этом

случае микромицеты заселяют четыре ниши в почве: микромицеты ризосферы; эндофитной гифосферы (так как большинство растений имеет микоризу); ризоплановые (т. е. развивающиеся на поверхности корней) и растущие в корневом эпидермисе и корковой ткани. Концентрируясь между эпидермальными клетками и на поверхности, они питаются их выделениями. Один из путей проникновения грибов почвы через клеточные оболочки растений связан с образованием эрозированных или перфорированных участков, аналогичным путем проникают бактерии через гифы грибов, например семейства Endogonaceae.

Слой «муцигела», состоящий из пектиноподобных веществ, способствует переносу питательных ионов из почвенного раствора к клеткам корня. Различные ниши вокруг корня и эпидермиса с «муцигельными» структурами и минеральным матриксом почвы заселены микофлорой, которая количественно и качественно отличается от почвы ризосферы. Эндофитные гифы также представляют аналогичные экофизиологические субстраты (Old, Nicolson, 1978).

Существуют сложные взаимоотношения почвенных микромицетов с корневой системой высших растений:




Микромицеты представлены корнеобитающими видами: ризосферными, обитающими в почве вокруг корней, ризоплановыми, обитающими на поверхности корней, микоризными грибами и патогенными для корней растений. Питательными субстратами являются корневые выделения растений, которые оказывают селекционирующее влияние на почвенные грибы.

Растения льна, устойчивые к Fusarium ozysporum f. lini, например, выделяют вещества, ингибирующие прорастание спор гриба (в них найдена HCN). Корневые выделения редиса, латука и клубники стимулируют рост мицелия Rhozoctonia solani, овса — ингибируют рост мицелия Byssochlamys fulva, томатов — Spongospora subterrenea, гороха — Aphanomyces eutiches. Отмечена стимуляция или ингибиция прорастания спор склероциев у многих видов фитопатогенных грибов.

Существуют мутуальные формы взаимоотношений, например балансированная потребность в ростовых веществах (в совместной культуре Mucor rammanianus и Rodotorula rubra гриб использует тиазол, образуемый R. rubra, а последний — пиримидин, образуемый M. rammanianus), или биосинтез витаминов группы B, обладающих ризогенными свойствами, видами рода фузариев, поселяющихся на поверхности корней растений.

Антагонистические взаимоотношения проявляются в конкуренции паразитных и сапрофитных видов, в явлении антибиозиса, связанного с образованием антибиотиков разного спектра действия, токсинов, фунгицидов и других химических препаратов.

Наиболее широко распространенный тип трофических взаимоотношений почвенных грибов и других организмов связан с последовательным заселением сложных органических и неорганических субстратов. Самым типичным примером в этом плане является микробиологическая деградация и трансформация растительных остатков (или продуктов фотосинтеза, не собираемых в виде урожая).

Первые агенты деградации — виды почвенных грибов и других микроорганизмов, использующих мономерные единицы, главным образом простые углеводы, образуемые при деградации целлюлозы. Это группа так называемых сахарных грибов, к ним относятся большинство Zygomycetes, а также сумчатые и базидиальные, использующие целлюлозу. На конечных этапах трансформации субстрата поселяются, главным образом, лигнинразрушающие базидиальные почвенные микромицеты.

Трофические взаимоотношения микромицетов почвы, как и других организмов, обусловлены наличием комплекса специфических ферментов, гидролизующих полимеры растительных остатков и метаболизирующих мономерные единицы.

Факультативные сапрофиты, которые поселяются на ослабленных или мертвых растениях, обладают высоким уровнем роста и быстрым прорастанием спор, соответствующими ферментами, антибиотиками, устойчивостью к антибиотикам, образуемым другими почвенными организмами.

У отдельных видов грибов диапазон форм взаимоотношений с высшими растениями весьма обширен. Например, у Rhizoctonia solani существуют ризосферные, ризоплановые, патогенные и микоризные формы. При этом у растений, чувствительных к грибу, из гиф, растущих на поверхности корня, образуются аппрессории, у устойчивых видов они не образуются, а развивается только мицелий на поверхности ткани корня, однако эктотрофный тип роста не всегда связан с проникновением гриба, т. е. паразитизмом.

Микоризы формируются, главным образом, при участии различных видов базидиальных, реже сумчатых и дейтеромицетальных грибов. И. А. Селиванов (1977) по характеру симбиотических связей разделяет известные в настоящее время около 600 видов микоризных грибов на четыре группы: преимущественно сапрофиты, но способные образовывать микоризу; микоризные грибы с широким кругом растений-хозяев, образующих сапрофитно плодовые тела; образующие плодовые тела только в условиях симбиотрофизма и узко специализированные виды микоризных грибов. Автор считает, что специализация микоризных грибов к определенным видам растений неспецифична. На примерах эндогоновых зигомицетов и других грибов отмечается широкий круг растений-симбионтов. Способность микоризных грибов вступать в симбиоз со многими видами растений рассматривается как проявление их адаптационной способности. Отмечено значение установления характера физиологических основ действия отдельных видов микоризных грибов на растение-симбионт для использования их в различных

экологоценотических условиях. Имеются многочисленные данные о широком распространении микориз травянистых растений.

Положительное влияние микоризация оказывает на многие виды культурных растений. Например, микоризные растения люцерны (инокулированные Glomus mosseace L.) 12-недельного возраста имели массу, одинаковую с растениями, выращенными в почве с фосфорными удобрениями, у них отмечено увеличение числа клубеньков даже на фоне фосфорного удобрения. Активность нитрогеназы коррелировала со степенью образования клубеньков. Микоризные растения содержали больше P, N и обладали более высокой активностью нитрогеназы. Микоризация не только повышала содержание P, рост, но индуцировала также образование клубеньков у люцерны и азотфиксирующую способность (Smith, 1978). Эпифитная микофлора, или филлосфера,— это в основном непаразитарные или факультативно паразитарные виды грибов, развивающиеся на поверхности надземных органов растений, главным образом листьев. На поверхности листьев, реже стеблей живых растений органические вещества, способные использоваться некоторыми видами грибов, представлены экссудатами и летучими соединениями различной химической природы, иногда в виде оседаемой пыльцы, кутинов, восков, покрывающих их поверхность, а при определенных условиях — субстратов клеточных оболочек и клеток. Развитие отдельных видов грибов обусловлено выделяемыми листьями разнообразными органическими веществами, оказывающими ингибирующее действие на прорастание спор одних видов грибов и стимулирующими прорастание и рост на поверхности листьев других. В эпифитной микофлоре преобладают Botrytis cinerea, Alternaria sp., Sporobolomyces roseum, Bullera, Tillitiopsis, Cladosporium herbarum, Epicoccum purpurascens, Trichothecium roseum, Aureobasidium pullulans и многие виды дрожжеподобных грибов. При этом в молодом возрасте растения эпифитные грибы обычно немногочисленны, количество отдельных видов увеличивается при старении и значительно возрастает при отмирании растений.

Различна по количеству видов и по составу их эпифитная микофлора листьев разных ярусов, что связано с отношением отдельных видов грибов к температуре, влажности, инсоляции и другим факторам. Многие виды грибов филлосферы при отмирании листьев попадают в почву и, таким образом, могут являться в определенной степени компонентом ее микофлоры.

Сапрофитные почвенные микромицеты, имеющие определенное отношение к возникновению и формированию факультативных фитопатогенных грибов, в почве наиболее многочисленны. Их положение, как и других организмов в экосистеме, определяется в значительной степени трофическими связями, в данном случае с растениями. Источниками формирования фитопатогенных форм являются корнеобитающие, ризосферные грибы почвы и специфическая эпифитная микофлора разных растений. Высшим растениям с их способностью выделять через корневую систему и листовую

поверхность многообразные сложные органические вещества, в том числе летучие, оказывающие биотическое и абиотическое действие, принадлежит селекционирующая роль в создании более или менее специфической сапрофитной микофлоры.

Взаимоотношения сапрофитных и возникающих из них факультативно паразитных форм грибов носят контактный характер (т. е. прямого, непосредственного проникновения в эпидермальные и субэпидермальные клетки) и неконтактный, главным образом продуктами метаболизма.

Трофика ризосферных видов грибов тесно связана с корневыми выделениями растений, последние селекционируют определенный видовой состав микромицетов, являются комплексным фактором адаптации и изменчивости их популяций, оказывая весьма разнообразное влияние на грибы. Например, у F. oxysporum f. lini ингибируется прорастание спор выделениями устойчивых сортов растений; корневые выделения редиса, латука и др. стимулируют рост мицелия Rhizoctonia solani.

В составе популяции R. solani выделены штаммы с характерными признаками ризосферных, ризоплановых, микоризных и патогенных форм. То же можно сказать в отношении фотопатогенных видов F. oxysporum, F. solani и др. Например, установлено, что на чувствительных растениях из гиф R. solani, растущих на поверхности корня, образуются аппрессории, а на устойчивых — нет, мицелий гриба растет на поверхности ткани корня. Механизмы адаптации и изменчивости, селекция форм патогенов из ризосферных и ризоплановых становятся специфичнее. С одной стороны, они суживаются по сравнению с сапрофитной, «всеядной» фазой, с другой — возникают механизмы адаптаций трофического порядка, связанные с использованием субстратов растительных остатков до возникновения механизмов проникновения в ткани растения и даже элементов облигатного паразитизма. Поэтому для факультативных фитопатогенов как почвенных, так и эпифитов существенное значение приобретают численность популяции, плотность и потенциал инокулюма, индекс вирулентности. В процессе освоения растительных остатков в сапрофитной фазе грибов и формирования популяций на разных фазах разложения субстрата значительно уменьшается число их видов. Так, на первоначальных этапах трансформации органического вещества максимум популяции достигают 7—8 видов, на более поздних — 1—2, на конечных фазах остаются преимущественно переживающие структуры отдельных видов. Происходит смена так называемых сахаро-крахмалутилизирующих видов на целлюлозо- и гемицеллюлозолитические, пектинразрушающие, а затем — разрушающие лигнин и вещества гумуса.

Для формирования из сапрофитов факультативно-паразитных форм необходимы следующие основные условия: прежде всего, как правило, ослабление растения воздействием других факторов; высокий уровень роста и быстрое прорастание спор (главным образом микроконидий); активное образование соответствующих фер-

ментов, токсинов, обеспечивающих проникновение в ткани растения и губительное воздействие на них продуктов метаболизма гриба; устойчивость к воздействию метаболитов растений и других почвенных организмов.

Эти факторы обеспечивают то, что называют конкурентной способностью по отношению к другим организмам, и способствуют переходу от сапрофитной фазы существования к паразитной (или даже в растении к факультативно-паразитной). Часто в растении, например при сосудистом увядании, в значительной степени используются субстраты (клетчатка, гемицеллюлозы, пектины) сапрофитной фазы и выделяются свойственные ей токсигенные метаболиты. Факультативный паразит обладает собственной белоксинтезирующей лабильной системой, он, можно сказать, существует в растении больше территориально (локализация, спороношение и т. д.), чем функционально, влияет на метаболизм растения грубо, косвенно, продуктами метаболизма. Отдельные изоляты в пределах вида приобретают относительно стабильные физиолого-биохимические особенности, которые в различной степени обусловливают механизмы первичного внедрения в ткани растения и определенным образом формируют дальнейший характер их взаимоотношений. В качестве примера приведем характеристику изолятов F. oxysporum по способности образовывать физиологически активные метаболиты, оказывающие стимулирующее или фитотоксическое действие на высшее растение. В составе популяции вида и отдельных специализированных форм отмечены изоляты, образующие одновременно комплекс метаболитов биотического и абиотического действия; изоляты, образующие ризогенные витамины и фитотоксины, некоторые витамины группы В, комплекс ферментов, обеспечивающих проникновение через межклеточное вещество и клеточные стенки: целлюлазы, гемицеллюлазы, пектиназы и фитотоксин пептидной природы; изоляты, образующие как стимулирующие рост вещества, так и ферменты, разрушающие полимеры клеточных оболочек растений и, наконец, изоляты, образующие фитотоксины и ферменты первичного внедрения в растение.

Таким образом, факультативные фитопатогенные грибы уже в сапрофитной фазе характеризуются наличием моно- и полигенных признаков, благоприятствующих переходу к паразитной фазе. При ослаблении растения в популяции вида возрастает потенциал инокулюма по сравнению с сапрофитами.

Недавно описаны виды овицидных грибов, поражающих и вызывающих гибель яиц паразитных нематод. Эти грибы рассматриваются как компонент экологической системы (Lysek, 1976; Fassatiova, Lysek, 1980). По характеру патологического действия они представлены тремя группами: проявляющими ингибиторное влияние на развитие яйца; разрушающими яйцо внеклеточными ферментами и способными проникать мицелием в яйцо и поражать эмбрионы. В результате анализа почвенных образцов из различных районов Чехословакии, Кубы и других стран выделено 60 культур овицидных грибов разного систематического положения, из них

10 изолятов относились к Mortierella sp., 1 — к Cunninghamella elegans, 19 — к дейтеромицетам (Moniliales): 5 видов Fusarium, 3 — Paecilomyces, 2 — Humicola, 2 — Verticillium, 3 — Acremonium и др. Микофильные грибы составляют до 1500 видов, они повсеместно распространены и в определенных экологических условиях имеют важное значение в регуляции численности сапрофитных и паразитных видов грибов в различных биоценозах. Взаимодействие микофильных грибов и грибов-хозяев, как и у других биотрофов, базируется на биохимической основе при внедрении паразита и ответных реакциях питающего гриба. Однако эти механизмы изучены недостаточно. Например, образование антибиотиков различной химической природы коррелирует со степенью паразитизма некротрофных и деструктивных биотрофных микопаразитов: трихотицен играет роль в патогенезе поражения и защите субстрата от грибов-конкурентов. Содержание ингибиторов в микопаразитах и поверхностных тканях плодовых тел предохраняет их от развития микроорганизмов и повреждения насекомыми. Исходя из многоплановости функций и общности их для различных групп микофильных грибов, считают, что между некротрофами и деструктивными биотрофами отсутствуют четкие различия (Сидорова, Лернер, 1977).

Видовой и количественный состав микофильных грибов природных биоценозов и сельскохозяйственных угодий зависят от сезонов года: агрессивные виды доминируют в июле — августе, они вытесняются некротрофными и факультативно сапрофитными видами, которые развиваются весной. По характеру взаимоотношений с грибами-хозяевами микофильные грибы представлены биотрофами (облигатно паразитными видами), некротрофами, бионекротрофами и сапрофитами (Рудаков, 1977, 1981). Почва представляет сложную взаимосвязанную трехфазную систему, состоящую из плотной, жидкой и газовой фаз, каждая из которых обладает специфическими физико-химическими свойствами, оказывающими влияние на развитие комплекса ее биогенных компонентов — флоры, фауны, микроорганизмов. Плотные частицы почвы находятся в тесном контакте с ее микроорганизмами и окружающими условиями. Например, органические и неорганические коллоиды почвы можно также рассматривать как среду физико-химических реакций в почвах. Глины могут представлять микроэкологический фактор, влияющий на рост и размножение грибов в почве.

Гифы грибов способны адсорбировать на поверхности клеточной оболочки мелкие частицы почвы, образуя прочные агрегаты, что способствует обмену минеральной части почвы, превращению выделяемых грибами нерастворимых солей в растворимые, вымыванию некоторых минеральных элементов, адсорбции ферментов и другим процессам.

Микроорганизмы образуют с плотными почвенными частицами агрегаты или колонии, могут адсорбироваться на их поверхности. Показано, что добавление глинистых минералов или других плотных частиц в среду при культивировании некоторых видов почвен-

ных грибов либо в образцы почвы влияет на рост, физиологическую активность почвенных грибов, повышая образование темноокрашенных гуминокислотоподобных веществ, имеющих значение в образовании гумуса. В экспериментальных условиях показано, что в присутствии монтмориллонита повышаются образование углекислоты, уровень восстановительно-окислительных процессов, активность гликолитического цикла метаболизма субстрата и другие процессы. При погруженном культивировании Aspergillus niger на глюкозо-нитратной среде выход биомассы на 3-й день культивирования составлял 0,3 г/л, на 6-й — 0,8, на 10-й — 3,2 г/л; на этой же среде с добавлением 0,5 %-ного монтмориллонита эти значения были соответственно равны 2,7; 9,7 и 7,4 г/л. При этом отмечена разница в окраске мицелия гриба и среды: в контроле мицелий белый, среда желтоватая, в опыте мицелий и среда были темно-коричневыми. Приобретение такой окраски, образование которой связывают с процессами гумификации, изучалось у Epicoccum nigrum, Stachybotrys chartarum, Hendersonula toruloidea и Aspergillus sydowii. Также отмечено, что добавление монтмориллонита значительно повышает интенсивность темно-коричневого окрашивания, которое пропорционально концентрации вещества. Увеличивалось также содержание гуминоподобных темноокрашенных полимеров, получаемых осаждением при pH 2,0. В присутствии глин повышалось содержание связанных с коллоидными минералами (бентонитом) гуминовых кислот (Alexander, 1971; Filip, 1973, 1976). Грибы почвы могут использовать в качестве источников энергии и питания многие газообразные соединения (аммиак, углекислоту, терпены и др.) и выделять их в процессе жизнедеятельности (например, этилен, летучие антибиотики и т. д.).

Грибы проявляют разную чувствительность к газообразным соединениям, последние влияют на их рост, образование, прорастание спор и другие процессы. Например, обработка озоном в определенной концентрации в течение 4 ч ингибировала рост мицелия, образование и прорастание спор Colletotrichum lindemuethianum, но стимулировала спорообразование у Alternaria oleraceae. Рост мицелия ингибировался у Alternaria citri и Oospora citriauranti даже при низких концентрациях озона, но стимулировался у Helminthosporium sativum. При обработке спор почвенного гриба Trichoderma viride, а также Botritys allii и Colletotrichum lagenarium озоном в течение 70 ч при последующем культивировании снижалась интенсивность спорообразования только у последнего вида, другие были устойчивы к озону. Различная устойчивость к содержанию углекислоты и кислорода отмечена у почвенных факультативных фитопатогенных грибов.

Многие виды грибов, в том числе почвенных, в процессе метаболизма образуют летучие органические соединения, обладающие биогенным и антибиотическим действием (например, этилен). Образование летучих органических веществ оказывает определенное влияние на характер взаимоотношений видов грибов и их продуцентов с другими представителями микроорганизмов, а также с

Таблица 5. **Антибактериальный спектр летучих веществ у Trichoderma 5320**

| Тест-микроб | Контроль | Возраст | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 2 | 4 | 5 | 7 | 8 |
| Escherichia coli | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++ | + |
| Bacterium prodigiosum | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++ |
| B. pyocyaneum | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++ | +— | — |
| Proteus vulgaris | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | +++ | ++ |
| B. malvacearum | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++ | + |
| Bacillus mesentericus | ++<br>++ | ++<br>++ | <br>++ | <br>+ | <br>+ | <br>— |
| B. mycoides | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | + | +— | +— |
| Mycobacterium | ++<br>++ | ++<br>++ | ++<br>++ | ++ | + | + |
| Staphylococcus aureus | ++<br>++ | | + | +— | | |

высшими растениями и, вероятно, с некоторыми представителями почвенной фауны. Так, например, штаммы разных видов Trichoderma и отдельных видов Mortierella образуют летучие вещества, обладающие антибиотическим действием по отношению ко многим почвенным бактериям и грибам (табл. 5). Летучие органические вещества, образуемые многими видами почвенных бактерий, ингибируют или стимулируют спорообразование и рост Zygorhynchus vuilleminii, Fusarium oxysporum, Trichoderma viride, Penicillium verrucosum var. viridicatum и др. Они вызывают морфогенетические изменения у грибов: укорочение конидиеносцев, повышение частоты перегородок в гифах, их лизис. Видовой состав и количественное соотношение видов микроорганизмов, образующих летучие органические соединения биогенного и абиотического действия, являются фактором, в определенной степени определяющим структуру системы. В связи с этим следует отметить влияние летучих органических веществ, образуемых почвенными грибами (и другими микроорганизмами), на высшие растения и, наоборот, летучих выделений высших растений (ацетальдегид, этанол и др.) на микрофлору. Некоторые из них, например ацетальдегид, могут использоваться T. viride, Penicillium sp., Mucor mucedo и др. в качестве единственного источника углерода (Stotzky, 1969; Hutchinson, 1971; Smith, 1976).

Летучие вещества различной химической природы оказывают ингибирующее или стимулирующее влияние на отдельные метаболические и морфогенетические процессы у грибов, их образующих, а также биогенное действие на другие организмы. У отдельных

в зависимости от возраста культуры

| культуры, сут | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 9 | 10 | 11 | 13 | 14 | 15 | 16 | 18 | 20 | 30 |
| + | + | + | + | + | + | + | +— | +— | +— |
| ++ | ++ | + | +++ | + | + | + | + | + | +++ |
| — | — | + | ++ | — | — | — | +— | +— | + |
| ++ | ++ | + | +++ | + | + | + | + | + | +++ |
| + | ++ | + | ++ | ++ | + | + | +— | +— | ++ ++ |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | +— |
| +— | +— | +— | ++ | +— | — | — | — | — | — |
| + | — | — | ++ | — | — | — | — | — | + |
| | +— | — | | | | | | + | ++ |

видов грибов они могут стимулировать или угнетать образование органов размножения, прорастание спор, процессы дифференциации, оказывать антибиотическое действие на другие организмы, проявлять аттрактные свойства, образовывать отдельные метаболиты и т. д.

Многие авторы (Ячевский, 1933; и др.) отмечали наличие специфического запаха у различных видов почвенных микромицетов, например, у отдельных видов Penicillium (P. expansum), видов Mortierella и др. Установлена антибактериальная активность летучих веществ Trichoderma lignorum и T. koningi. Летучие вещества триходермы обладают широким спектром антибактериального действия. Наиболее активно они образуются в культурах 5—10-дневного и 15—20-дневного возраста, что может быть объяснено разной природой летучих веществ, образуемых грибом, в зависимости от возраста культуры (табл. 6). Эти вещества обладают бактерицидными и бактериостатическими, а также фунгицидными и фунгистатическими свойствами (табл. 7, 8). Отмечено ингибирование роста мицелия, спорообразования, например у Rhizopus nigricans, рост пленчатого мицелия, отсутствие спорангиев. Угнетающее действие летучих веществ T. lignorum проявлялось в отношении Pseudomonas andropoginis, Erwinia carotovora, E. phytophtora, Xanthomonas phaseoli и Asotobacter chroococcum.

Весьма распространенными в почве являются отдельные виды рода Mortierella. Мы установили, что летучие вещества этих грибов активны в отношении многочисленных видов почвенных и патогенных бактерий и грибов. Наибольшая антибактериальная актив-

**Таблица 6. Фунгицидное и фунгистатическое действие летучих антибиотиков культур триходермы (диаметр колоний, см)**

| Вид гриба | Контроль | | | Штамм 5320 | | | Штамм 80 | | | Штамм 110 | | | Штамм 8 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Возраст культуры, сут | | | | | | | | | | | | | | |
| | 5 | 15 | 30 | 5 | 15 | 30 | 5 | 15 | 30 | 5 | 15 | 30 | 5 | 15 | 30 |
| Verticillium dahliae | 0,7/3,0 | 0,6/2,9 | 0,8/3,2 | —/— | —/0,2 | —/— | —/— | 0,7/0,7 | —/— | —/0,8 | —/— | —/— | —/— | 0,4/0,5 | —/— |
| Fusarium oxysporum | 3,0/12,0 | 3,5/11,5 | 3,1/11,8 | —/6,5 | —/2,3 | —/— | —/6,0 | —/1,5 | —/— | —/5,3 | 1,2/1,3 | —/0,4 | —/3,6 | 0,5/3,2 | —/1,7 |
| Rhizopus nigricans | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 | 1,0/12,0 | 0,5/12,0 | 0,8/1,0 | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 | 12,0/12,0 |

Примечание. Над чертой — 2-й день после посева, под чертой — 10-й; (—) — отсутствие роста гриба; 12,0 — диаметр чашки, сплошь заросшей культурой гриба.

**Таблица 7. Антибактериальные свойства летучих веществ Mortierella elongatum**

| Вид бактерии | Контроль | Штамм 7 | | | | Штамм 00 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Возраст культуры, сут | | | | | | | |
| | | 3 | 5 | 10 | 20 | 3 | 5 | 10 | 20 |
| Staphylococcus aureus | ++++ | ++++ | + | + | + | ++++ | + | ++ | ++ |
| Bacillus subtilis | ++++ | ++++ | +— | +— | +— | ++++ | ++ | ++ | ++ |
| B. mycoides | ++++ | ++++ | + | + | + | ++++ | + | ++ | ++ |
| B. mesentericus | ++++ | ++++ | +— | +— | +— | ++++ | +— | + | — |
| Mycobacterium sp. | ++++ | ++++ | +— | +— | +— | ++++ | +— | +— | ++++ |
| Escherichia coli | ++++ | ++++ | + | + | + | ++++ | ++ | +++ | ++++ |
| Bacterium proteus | ++++ | ++++ | + | + | + | ++++ | ++ | ++ | ++++ |
| B. prodigiosum | ++++ | ++++ | + | + | + | ++++ | + | + | + |
| B. pyoceyaneum | ++++ | ++++ | + | +— | + | ++++ | +— | + | ++++ |
| B. malvacearum | ++++ | ++++ | + | + | + | ++++ | ++ | +++ | ++++ |

Обозначения. (+) — интенсивность роста; (+—) — едва заметный рост; (—) — отсутствие роста.

Таблица 8. **Антигрибное действие летучих веществ культур Mortierella (диаметр колоний, см)**

| Вид гриба | Контроль | M. elongata. 7 | | | | Mortierella sp. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Возраст культуры, сут | | | | | | | |
| | | 5 | 10 | 20 | 30 | 5 | 10 | 20 | 30 |
| Rhizopus nigricans | 10 | 7,0 | 1,7 | 10,0 | 10,0 | 7,0 | 4,5 | 10,0 | 10,0 |
| Fusarium sporotrichiella | 9,2 | 0,2 | 0,2 | 1,5 | 2,0 | 4,5 | 2,5 | 0,2 | 4,0 |
| F. oxysporium | 8,2 | 1,5 | 2,5 | 2,0 | 1,5 | 4,0 | 3,3 | 0,7 | 3,5 |
| Verticillium dahliae | 26 | 0,3 | 0,3 | Роста нет | | | | | |

ность отмечена в 10—20-дневном возрасте культур, при этом действие только бактериостатическое, у пигментообразующих видов бактерий (B. prodigiosum и B. pyocyaneum) ингибируется пигментообразование даже при незначительном угнетении роста колонии. Летучие вещества Mortierella у грибов проявляют выраженное

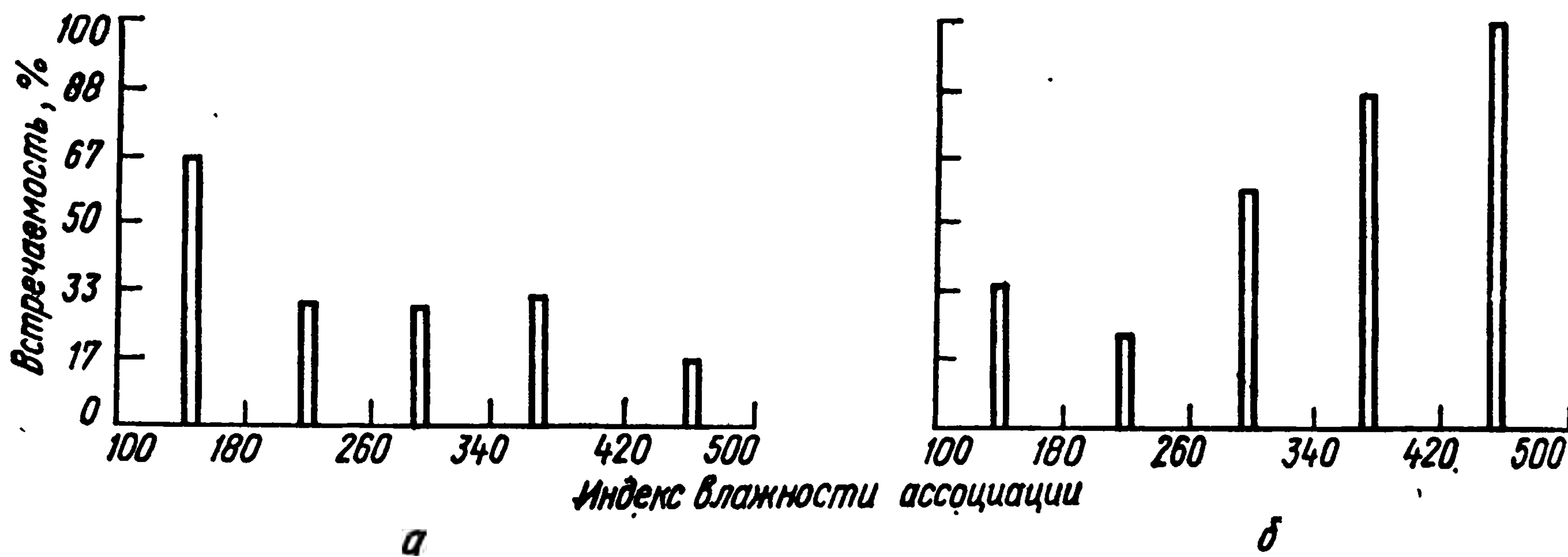



Рис. 4. Встречаемость грибов в почве в зависимости от степени влажности (по Мирчинк, 1976):

*а* — Cylindrocarpon sp., *б* — Spicaria violaceae.

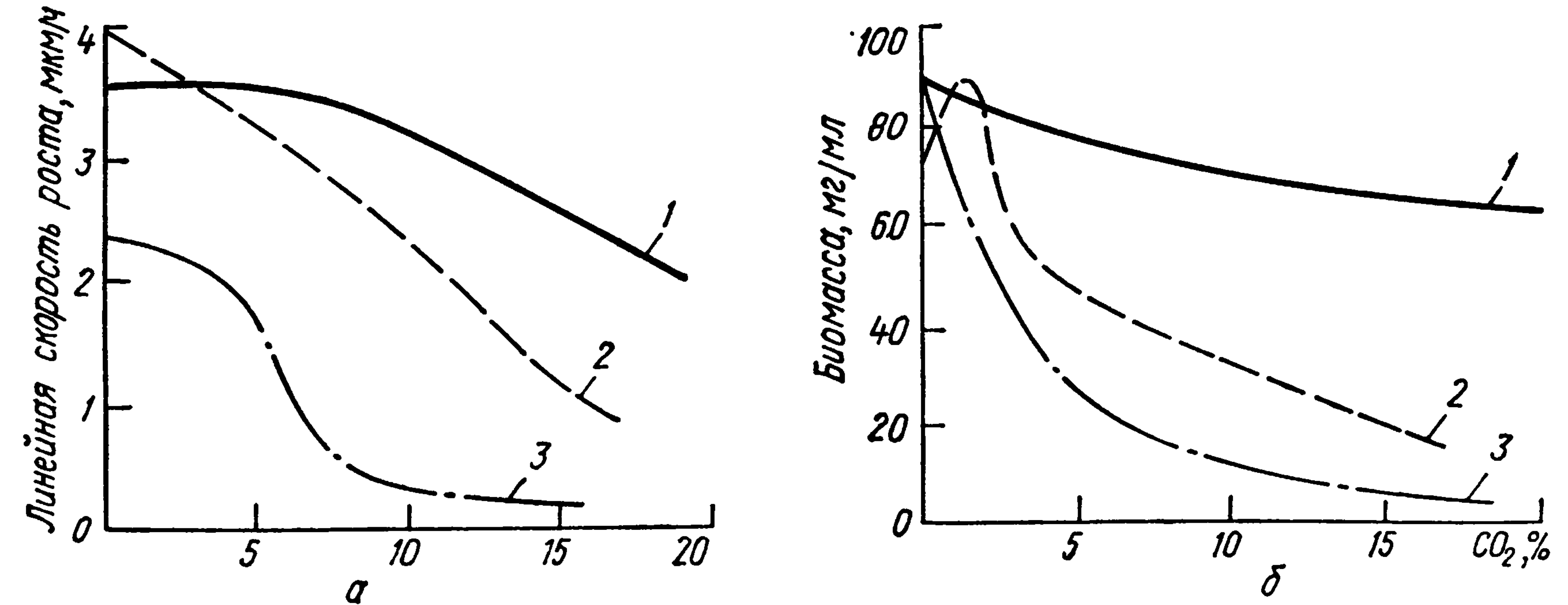



Рис. 5. Зависимость роста грибов от концентрации $CO_2$ (по Мирчинк, 1974):

*а* — линейный рост; *б* — сухая масса мицелия; *1* — Zygorhinchus vuilleemini; *2* — Gliomastix convoluta; *3* — Penicillium nigricans.

фунгицидное и фунгистатическое действие (табл. 7, 8), при отсутствии роста отмечено набухание конидий без ростковой пробки, при ингибировании роста — наличие увеличенных и полых клеток мицелия, отсутствие или задержка спорообразования (Билай, 1956, 1958).

Существенное влияние на формирование видового состава микромицетов почвы при заселении определенных субстратов оказывают такие внешние факторы, как температура, pH среды, отношение к кислороду, углекислоте и т. д. Этот вопрос довольно широко освещен в отдельных монографиях (Griffin, 1972; Жданова, Василевская, 1982, и др.). Отметим только, что микромицетам свойственна высокая адаптация к этим факторам и многие их виды проявляют значительную устойчивость к ним, что также способствует заселению ими определенных экологических ниш. Так, некоторые виды почвенных микромицетов переносят высокие концентрации $CO_2$ (до 20 %), значительный частичный анаэробиоз, способны расти при высоких концентрациях солей, повышенной температуре, высоких дозах радиоактивного излучения (рис. 4, 5); по отношению к влажности микромицеты почвы, как и другие виды грибов, являются более ксерофитными, чем другие почвенные организмы: тонофильные их виды способны заселять такие субстраты, как стекло, при наличии влажности воздуха. Наконец, в последние годы уделяется большое внимание так называемым техногенным грибам, которые вызывают, нередко в экстремальных условиях, повреждения разнообразных промышленных материалов, изделий и сооружений (Андреюк и др., 1980).

# ВИДОВОЙ СОСТАВ МИКРОМИЦЕТОВ ОКУЛЬТУРЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

## МИКРОМИЦЕТЫ ПОЧВ ПОД ПОСЕВАМИ ПШЕНИЦЫ

Познание специфичности флоры почвенных микромицетов, заселяющих корневую систему растений, возможно на основе детального микологического анализа ее видового состава и выяснения основных закономерностей взаимодействия этих грибов с высшими растениями и микроорганизмами, развивающимися как на поверхности корней, так и в тесно облегающей их почве.

После открытия Гильтнером (1904) ризосферы как своеобразной экологической ниши массового сосредоточения почвенных микробов исследования, направленные на выяснение причин и условий накопления и развития здесь различных микроорганизмов, в течение длительного времени касались главным образом бактерий и актиномицетов и в очень незначительной степени — почвенных микромицетов. Постепенно накапливался фактический материал, свидетельствующий о том, что большинство грибов обязано своим существованием в почве значительному проникновению и распределению в ней корневых систем различных растений. Период наиболее бурного развития микромицетов в корневой сфере растений наблюдается преимущественно во время интенсивной вегетации растений (цит. по М. А. Литвинову, 1967).

При анализе микофлоры растений выделяют основные ее зоны обитания:

корневая — грибы обитают непосредственно на корнях (как на поверхности, так и внутри них, так называемая корневая микофлора);

прикорневая — грибы заселяют тонкий слой почвы в 1—2 мм, плотно примыкающий к поверхности корней (прикорневая микофлора);

ризосферная — грибы развиваются в слое почвы, расположенном на расстоянии до 1 мм от поверхности корней (ризосферная микофлора).

Очень трудно провести резкое разграничение между ризосферным и прикорневым слоями почвы. Поэтому почва, содержащаяся в первом смыве, состоит из почвы прикорневого и остатков ризосферного слоя. Грибы, выделенные из почвы всех последующих

смывов, составляют исключительно микофлору 2-й зоны. Для ее выделения следует проводить не менее 12—15 смывов. Микромицеты корневой зоны представляют собой группировку грибов на поверхности и внутри корней.

Изучение микромицетов под посевами озимой пшеницы — основной зерновой культуры, занимающей обширные районы страны,— является важным вопросом и представляет значительный интерес в плане взаимодействия высших растений, почвоутомления при насыщении севооборота. Грибной флоре ризосферы озимой пшеницы посвящено немного исследований в чисто микологическом плане, больше работ — по возбудителям заболеваний ее.

Большинство исследователей, изучающих микофлору почв, уделяет основное внимание бактериям, приводя их видовой состав, в то время как грибная флора (без указания видового состава) ограничена количеством грибных зародышей или совсем упускается. Однако грибы, как известно, играют важную роль в микробиологических процессах, особенно в почвообразовании.

Первой из отечественных работ, посвященных этому вопросу, было сообщение Рихтера и Вернера (1931), в котором приводились результаты изучения грибной флоры яровой пшеницы Нижневолжского края. Авторы показали, что в ризосфере этих культур насчитывается больше грибов, чем в почве без растений; преобладают виды рода Mucor (в ризосфере яровой пшеницы) и Penicillium (клевер). Они установили, что под черным паром в 1 г почвы находится 48 750 зародышей грибов, тогда как в той же почве под растениями их насчитывается 83 500.

Н. А. Красильников и А. В. Рыбалкина (1934), изучая почву ризосферы пшеницы и овса в Заволжье, показали, что грибов в ризосфере меньше, чем в почве. Для бактерий была отмечена противоположная закономерность.

Н. А. Дорохова (1948), Е. П. Куклина-Хрущова (1952), Я. О. Стржемская (1951), изучая корни пшеницы, установили наличие эндотрофной микоризы, а в ризосфере выявили грибы родов Penicillium, Mucor, Fusarium (наибольшее количество); в условиях нормальной или повышенной влажности они усиливают рост растения, а при недостаточной влажности — угнетают. Виды грибов родов Alternaria и Helminthosporium обнаружены в почве ризосферы и в клетках корней растений, больных корневой гнилью (Штеренберг, 1951).

В. И. Билай (1952), изучая грибную флору ризосферы яровой пшеницы, ячменя и почвы, смытой из корней этих растений, установила, что качественный и количественный состав грибной флоры ризосферной и прикорневой почв не одинаков: количество грибов в прикорневой почве значительно больше, чем в почве ризосферы, за счет видов Fusarium (F. culmorum, F. avenaceum var. herbarum, F. avenaceum, F. miniliforme и F. sporotrichiella).

М. И. Гомоляко (1956) установил, что на юге Украины видовой состав грибов на корнях яровой пшеницы не постоянен как в количественном, так и в качественном отношениях, и представлен

следующими видами: Helminthosporium sativum Pk. et B., H. Bondarzewi Pidopl., Periconia pycnospora Fres., Cladosporium elegantulum Pidopl. et Deniak., C. straminicola Pidopl. et Deniak, C. brevicompactum Pidopl. et Deniak., C. linicola Pidopl. et Deniak., C. herbarum Link., Haplaria grisea Lk., Rhizoctonia solani Kuhn, Rhizopus nigricans Ehrenb., Tieghemella glauca Berl. et de Toni, Hyalobotrys elegans Pidopl., Arthrobotrys superba Corda v. oligospora (Fresen) Coemans, Nigrospora oryzae Petch., Stachybotrys alternans Bon., Alternaria tenuis Nees, Dicoccum asperum Corda., Mycogone nigra (Morgan) Jensen var. minor Raillo, Acremoniella atra (Corda) Sacc., Penicillium rugulosum Thom., Aspergillus wentii Wh. Им же отмечено стимулирующее влияние некоторых видов грибов, обнаруженных в ризосфере яровой пшеницы (из родов Cladosporium, Stemphylium, Torula, Mucor, Tieghemella, Penicillium и Aspergillus), на рост растений (наиболее сильное у видов рода Cladosporium). Эти виды приживались на корнях растений, не вызывая заболеваний (Гомоляко, 1958). Результаты исследований микофлоры озимой пшеницы на юге Украины (Николаевская и Херсонская обл.) в почвах южных черноземов, темно-каштановых и засоленных показали, что состав ее зависит от многих факторов: почвенных разностей — плодородные почвы (южные черноземы и темно-каштановые почвы) содержат больше грибов, чем менее плодородные супесчаные; географического положения почвы; обработки почвы, удобрений, водного режима, от предшественников (увеличение количества грибов порядка Mucorales, в том числе Actinomucor и Mortierella, после черного пара и известкования, а грибов родов Fusarium и Cladosporium после люцерны). Качественный состав менялся во влажные годы. Наиболее распространенными в ризосфере были виды Penicillium (количество их увеличивалось в сухое время) и Mucorales (число их уменьшалось во влажное время) (Халабуда, 1958).

Преобладали грибы родов Fusarium, Trichoderma, Cladosporium, Aspergillus, Scopulariopsis, реже наблюдались Gliocladium, Acremonium, Mycogone Haplaria, Periconia, редко встречались Alternaria, Dicoccum и Helminthosporium. Род Penicillium был представлен многими видами, характерными для почв вообще, хотя среди них были и случайные для данных условий, в связи с чем автор делает вывод, что эти виды являются аборигенами почв ризосферы озимой пшеницы (P. rugulosum, P. luteum, P. lilacinum, P. purprogenum, P. viridicatum).

Изучая микромицеты ризосферы и корней культур двух семипольных севооборотов Каменной степи при следующем чередовании культур: многолетние травы второго года жизни (люцерна+эспарцет+пырей), яровая пшеница по пласту, яровая пшеница по обороту пласта, подсолнечник, черный пар и озимая пшеница с посевом многолетних трав, А. П. Ордин (1961) отметил разницу в количественном соотношении систематических групп грибов в ризосфере и на корнях в зависимости от почвы и фазы развития растений (табл. 9). В фазу всходов у озимой и яровой пшеницы

Таблица 9. **Динамика количества грибов в почве ризосферы и на корнях по фазам развития растений в семипольном севообороте в открытой степи, тыс. на 1 г сухой почвы и на 1 г сухих корней (по Ордину, 1961)**

| Культура | Срок анализов | Почва без корней | Ризосфера | Корни |
|---|---|---|---|---|
| Яровая пшеница по пласту | 12.05 — фаза всходов | 38,8 | 8,2 | 7,9 |
| | 10.07 — фаза молочной спелости | 21,7 | 72,2 | 57,4 |
| | 24.08 — после уборки урожая | 12,8 | 135,6 | 45,0 |
| по обороту пласта | То же | 36,5 | 15,9 | 11,8 |
| | | 16,4 | 61,0 | 12,0 |
| | | 22,6 | 80,0 | 47,4 |
| Озимая пшеница | | | | |
| | 28.06 — фаза молочной спелости | 19,9 | 77,6 | 46,1 |
| | 17.07 — фаза восковой спелости | 14,9 | 70,5 | 19,6 |

грибов было меньше, чем в почве пахотного слоя, а в фазу молочной спелости и после уборки урожая количество грибов резко увеличивалось и значительно превышало число их в почве вне корней, преимущественно за счет представителей рода Penicillium (P. corymbiferum Westl., P. aspergillum Bain., P. herquei, P. puberulum Bain., P. restrictum Gilm. et Abb., P. sulfureum Sopp.), что приводило к обогащению ими почвы последующих полей в севообороте.

В Центральной Степи УССР с корней озимой пшеницы, пораженной гнилью, А. А. Морщацкий (1968) выделил следующие виды грибов рода Fusarium: F. sambucinum Fuck. var. minus Wr., F. oxysporum Schlecht. emend Snyd. et Hans., F. sporotrichiella Bilai var. tricinctum (Corda) Bilai, F. moniliforme Sheld. var. lactis (Pir. et Rib.) Bilai comb nova, F. oxysporum Schlecht. emend Snyd. et Hans var orthoceras (App. et Wr.) Bilai, F. nivale (Fr.) Ces., F. culmorum (W. G. Sm.) Sacc., F. semitectum Berk. et Rav., F. lateritium Nees, F. avenaceum (Fr.) Sacc. var herbarum (Corda), а также Alternaria tennis Nees и Helminthosporium sativum P.K.B., которые вызывают гибель всходов, особенно осенью и ранней весной.

Т. С. Кириленко и В. С. Московец (1969) изучали грибную флору озимой и яровой пшеницы на юге Украины и в Полесье по фазам развития растений (кущения, выхода в трубку, цветения и молочно-восковой спелости). Установлено, что видовой состав грибов зависит от влажности почвы: в засушливые годы преобладали грибы рода Penicillium, во влажные — Mucorales. На молодых корнях озимой пшеницы в основном развивались Mucor, Fusarium, Penicillium, на старых — Cladosporium. Грибы родов Fusarium, Trichoderma, Cladosporium, Aspergillus и Scopulariopsis

оказались наиболее распространенными и в ризосфере озимой пшеницы. Несколько реже встречались Gliocladium, Acremonium, Mycogone, Haplaria и Periconia, редко — Alternaria, Dicoccum и Helminthosporium. На поверхности корней и в почве отмечены в основном Scopulariopsis и Helminthosporium (H. bondarzevi и H. sativum). Довольно часто в ризосфере озимой пшеницы встречались виды рода Trichoderma — T. koningi Oudem., T. album Preus и T. lignorum.

По данным В. Н. Пидопличко (1971), в зоне Полесья Украины наиболее распространены в ризосфере озимой пшеницы грибы рода Fusarium, среди них F. culmorum; на юго-востоке УССР — F. gibbosum App. et Wr. emend Bilai, F. sambucinum Fuck., F. sambucinum Fuck. var. trichothecioides (Wr.) Bilai, F. oxysporum Schlecht. emend Snyd. et Hans., F. oxysporum var. orthoceras (App. et Wr. Bilai, F. graminearum Schwabe, F. javanicum var. radicicola Wr., менее распространены F. moniliforme Sheld., F. moniliforme Sheld. var. subglutinans Wr. et Rg. и F. moniliforme Sheld. var. lactis (Pir. et Rib.) Bilai.

Количество грибов под озимой пшеницей, возделываемой на юге Украины (Херсонская обл.) в условиях орошения на темно-каштановой, среднесуглинистой, слабосуглинистой и слабосолонцеватой почвах по срокам возделывания, определяла Г. А. Иутинская (1973). Максимальное содержание грибов наблюдалось в июне как на орошаемых (10,5—19,8 млн. в 1970 г. и 3,02—6,12 млн. в 1971 г.), так и на неполивных участках (2,42—3,71 млн. и 0,84—0,87 млн. соответственно), т. е. численность их в этот период на поливных землях была в 3,2—3,7 (1970) и в 4,4—4,9 (1973) раза выше, чем на участках без поливов. Весной (в апреле) и во время уборки урожая количество грибов было невысоким, примерно 1,2 млн. на 1 г сухой почвы; численность их увеличивалась в 1,6 раза при внесении навоза и минеральных удобрений в дозе $N_{50}P_{90}K_{30}$ по сравнению с участками основного агрофона.

Н. Д. Яценко (1973), изучая корневые гнили озимой пшеницы в Московской области, выделил 138 изолятов грибов, относящихся к следующим родам: Fusarium (F. avenaceum, F. culmorum, F. graminearum, F. solani, F. oxysporum, F. moniliforme и др.), Helminthosporium и Penicillium.

В овощекартофельном семипольном севообороте в Ленинградской области на среднеоподзоленном суглинке при следующем чередовании культур: свекла столовая, картофель семенной, горох, картофель ранний, пшеница озимая, клевер, капуста на среднеоподзоленном суглинке (pH 5,2—6,4) из 150 выделенных грибов наибольшую распространенность по видовому составу и встречаемости имели виды рода Penicillium (P. claviforme Bainier, P. crustosum Thom., P. granulatum Bainier., P. cyclopium Westl., P. frequentans Westl. и P. decumbens Thom.). Второе место по встречаемости занимали виды рода Fusarium: F. solani (Mart.) Appl. et Wr. и F. oxysporum Schlecht. Из рода Trichoderma наиболее распространенными были T. lignorum (Tode) Mart. и T. koningi,

которые обнаруживались чаще весной. Обычны были виды Verticillium. Авторы выделяют группу патогенных или условно патогенных грибов по отношению к озимой пшенице, к которым относятся Cladosporium brevi-compactum, Colletotrichum atramentarium, C. lignicola, C. linicola, Fusarium oxysporum, Macrosporium bifurcum, Rhizoctonia solani, Stemphilium ilicis, Verticillium candelabrum и Verticillium sp. Наиболее «сильными» антагонистами к патогенам являлись Penicillium cyclopium, Trichoderma lignorum, Fusarium oxysporum (Камышко и др., 1976).

Из пораженной корневой гнилью озимой пшеницы в Молдавии в фазу кущения было выделено 18 видов микромицетов, из которых наибольшее количество относится к роду Fusarium (F. avenaceum — 8,42 %, F. avenaceum var. herbarum — 21,05 %, F. gibbosum — 1,56, F. heterosporum, F. javanicum, F. moniliforme var. lactis, F. solani и Fusarium sp.). Род Penicillium был представлен тремя видами: P. ehrlichii, P. janthinellum, P. miczynskii. Часто встречались Gloeosporium sp. (13,7 %), Alternaria (11,1 % к общему числу видов из двух лет исследований) (Попушной и др., 1976).

Изучая видовой состав грибов в мощном малогумусном черноземе при выращивании озимой пшеницы в Черниговской области, С. П. Надкреничный (1975) отметил, что он разнообразнее в севообороте, чем в монокультуре. В севообороте наиболее распространенными были следующие виды грибов: Trichoderma lignorum, Penicillium restrictum Qilman et Abbot., P. cremo-griseum Chalab., Fusarium solani (Mart.) App. et Wr., F. oxysporum var. orthoceras. Часто встречались Rhizopus nigricans Ehrend., Aspergillus fumigatus Fres., Penicillium rubicundum Miller., P. brefeldianum Dodge, Mucor cicinelloides van Tieghem., Fusarium sambucinum Fuck. v. minus. В монокультуре — Penicillium islandicum Sopp., Aspergillus fumigatus, Aureobasidium pullulans (De Bary) Berkh., реже — Mucor circinelloides, Fusarium oxysporum var. orthoceras, F. solani. По данным Л. К. Хацкевич (1977), в Чулымо-Енисейской лесостепи Восточной Сибири основными возбудителями корневых гнилей зерновых культур (яровой пшеницы) в фазы цветения и налива зерна были Helminthosporium sativum и виды Fusarium — F. solani и F. avenaceum. Изучалось развитие болезни в посевах пшеницы после пара, пшеницы и однолетних незерновых предшественников. Показано, что H. sativum не может достаточно активно заселять попавшую в почву зрелую солому пшеницы, а лучше развивается на неполностью отмерших зеленых отрезках стеблей пшеницы (в среднем на 44,1—49,7 %), что способствовало накоплению инфекции в почве.

По данным M. Tarcomnicu и соавт. (1977), из почвы ризосферы восприимчивого к фузариозу сорта пшеницы Triticum durum C 5734 выделены грибы-антагонисты (Trichoderma glaucum и T. album) по отношению к F. graminearum, которые могут действовать на него как гиперпаразиты и с помощью метаболитов.

O. Fassatiova (1978), изучая почвенные микромицеты в Чешских Карстах на полях различного срока заброшенности (7 и

50 лет), отметила, что в первом случае выделялось больше грибов (соответственно 6 и 50 видов). Большинство видов относилось к порядку Moniliales, меньше — к Mucorales, Peronosporales и Shpaeropsidales и лишь два вида были из класса Ascomycetes. В обоих вариантах доминировали одни и те же виды: Penicillium albidum Sopp. emend Fass., Fusarium solani, Humicola grisea Fraaen., Absidia cylindrospora Hagem. и Mortierella sp.

А. И. Золотарев (1979) при исследовании инфицированного выпревания озимых хлебов в восточных районах Нечерноземной зоны РСФСР, и в частности озимой пшеницы, отметил значительное распространение базидиальных грибов Typhula incarnata Lasch et Fr. (Typhula itoana Sm.), T. idahoensis Rems.

В условиях Удмуртской АССР выявлено, что в отдельные годы помимо основных возбудителей — Fusarium nivale (Fr.) Ces.— участвуют также Ascochyta graminicola Sacc., Botrytis cinerea Pers., некоторые виды Fusarium (F. avenaceum и F. culmorum). Возбудители выпревания посевов озимых в своем развитии связаны с почвой: одни — более продолжительное время и проходят здесь часть своего цикла развития в сапрофитной фазе, другие вступают в контакт с почвой на растительных остатках, в большинстве случаев они живут в почве до полного их разложения.

Распространенность в СССР грибов рода Typhula выявлена в Кировской области (Петрукович, 1943), Пензенской и Воронежской (Кожевникова, 1959), Литовской ССР (Шкипсна, 1958), Ленинградской области (Потатосова, 1960), Эстонской ССР (Каск, 1960), Удмуртской АССР (Золотарев и др., 1964), Пермской области (Щербина, 1969) и зависит от погодных условий (наличия снега и температуры воздуха) (цит. по Золотареву, 1976).

Эти патогены являются составной частью общего микробного комплекса почвы, в своей жизнедеятельности и распространении они взаимосвязаны с другими представителями почвенной микрофлоры. Отмечено антагонистическое влияние почвенной микрофлоры из ризосферы озимой пшеницы на возбудителей корневой гнили (нестерильная почва полностью подавляла рост Helminthosporium, в то время как явно антагонистическое взаимодействие между видами родов Fusarium и Helminthosporium не было выявлено).

По данным М. М. Афанасьевой и В. А. Чулкиной (1977), применение удобрений на выщелоченном черноземе Западной Сибири способствует увеличению численности сапрофитных микроорганизмов и вызывает уменьшение количества конидий Helminthosporium sativum в ризосфере пшеницы. Из почв пшеничного пояса Восточной Австралии выделены F. roseum sensu Snyder et Hansen «Graminearum» (Wearing et al., 1977).

В 1975—1977 гг. в Аллахабаде (Индия) изучали состав грибов на полях пшеницы, в результате чего было выявлено 42 вида грибов, 27 из которых связаны с зерном пшеницы. В холодные и влажные месяцы Cladosporium cladosposporioides и Alternaria alternata преобладали как в воздухе, так и на зерне пшеницы, находящейся в стадии молочной спелости. В сухой и более теплый

сезон в составе флоры воздуха преобладали виды рода Aspergillus, однако на зерне в стадиях полной зрелости или созревания преобладали Cladosporium и Alternaria, хотя обычно на хранящемся зерне эти грибы не встречались.

K. Sivasithamparam и соавт. (1980), изучая влияние 132 изолятов грибов, выделенных из ризосферы пшеницы, на возбудителя корневой гнили Gaeumannomyces graminis var. tritici, установили 10 типов взаимоотношений испытуемых организмов (взаимное угнетение, подавление роста одного гриба другим, нарастание колоний тест-организма друг на друга, лизис в месте контакта и т. д.).

R. D. Prew (1980) приводит интересные сведения о влиянии обработки почвы (вспашка, предпосевное боронование, посев дисковой сеялкой, повторное боронование глубиной 23, 13,5 и 5 см) на распространение Gaeumannomyces graminis var. tritici, которое связано, по мнению автора, с механическим перемещением инфицированного материала. Азотные удобрения не влияли на дальность распространения возбудителя, хотя кальциево-аммиачные селитры уменьшали число зараженных растений. Из 41 изолята грибов, выделенных из ризосферы озимой пшеницы, наиболее распространенными были виды родов Chaetomium, Aerobasidium, Cladosporium, Cryptotoccus, Fusarium, Penicillium и Phialophora (Prew, 1980).

Н. Я. Беляева (1981) при исследовании этиологии пустоколосости зерна озимой пшеницы в условиях Молдавской ССР выделила из почвы — 35, зараженных семян — 54, корней — 35 и колосьев — 65 штаммов грибов рода Fusarium, относящихся к следующим видам: F. avenaceum, F. semitectum, F. gibbosum, F. lateritium, F. graminearum, F. sambucinum, F. moniliforme, F. oxysporum, F. sporotrichiella. Наряду с грибами рода Fusarium очень часто выделялись и виды родов Alternaria, Trichothecium и Pullularia. На развитие болезни оказывали большое влияние экологические факторы: избыточное количество осадков на протяжении вегетационного периода, повышенная среднесуточная температура воздуха, а также типы почвы. Так, мощные карбонатные черноземы по сравнению с обыкновенными намытыми мощными черноземами более благоприятны для развития растений и их устойчивости к патогенам.

M. C. Mass и соавт. (1981) приводят перечень возбудителей корневых болезней пшеницы в Южной Африке (ЮАР). Среди них Gaeumannomyces graminis var. tritici, Microdochium bolleyi, Drechslera sorokiniana, Periconia macrospinosa, Phytium oligandrum, Rhizoctonia, Sclerotium rolfsii, Fusarium culmorum и F. graminearum.

На Мироновском стационаре, где озимая пшеница возделывается бессменно свыше 50 лет (причем бессменное и севооборотное выращивания сопоставляются на неудобренном и удобренном фонах), сезонные изменения численности грибов зависели от фазы развития растений и гидротермических условий окружающей среды (по данным Э. А. Головко и др., 1979)). Наибольшее количество

Таблица 10. **Динамика численности грибных зародышей в выщелоченном черноземе Мироновского стационара, тыс. на 1 г абсолютно сухой почвы**

| Вариант | 1975 г. | | | 1976 г. | | | 1977 г. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 15.05 | 26.06 | 27.08 | 18.06 | 27.07 | 6.09 | 15.06 | 27.07 | 15.09 |
| Бессменная культура | | | | | | | | | |
| без удобрений | 409,5 | 14,0 | 40,0 | 3,6 | 87,1 | 12,4 | 117,2 | 90,0 | 1,18 |
| с удобрениями | 129,9 | 27,3 | 21,0 | 2,4 | 207,3 | 19,8 | 89,9 | 41,7 | 5,95 |
| В севообороте | | | | | | | | | |
| без удобрений | 85,6 | 21,4 | 12,0 | 10,4 | 65,1 | 20,1 | 41,0 | 50,0 | 9,50 |
| с удобрениями | 14,0 | 51,0 | 31,0 | 4,6 | 225,3 | 7,9 | 25,9 | 67,4 | 14,90 |

грибов выделялось в монокультуре на удобренном фоне, численность их значительно варьировала по вегетационным периодам и по фазам развития растений (табл. 10).

Увеличение численности грибов наблюдали в фазы кущения и выхода в трубку. Самое низкое количество грибов было осенью (в сентябре) — 1,2—12,4 тыс. на 1 г почвы.

Существенная роль в микробных ассоциациях принадлежит целлюлозоразрушающим грибам, бактериям и актиномицетам. Подобные ассоциации часто встречаются в природе благодаря значительным запасам клетчатки, имеющейся в растительных остатках. Биологическое значение этих организмов в таких ассоциациях состоит в обеспечении других групп микроорганизмов подвижными углеродсодержащими веществами.

Бессменное выращивание озимой пшеницы способствует некоторому ингибированию общей численности целлюлозных микроорганизмов по сравнению с севооборотами. Динамика микромицетов отчетливо прослеживается по фазам развития растений. В начале вегетации содержание представителей грибной флоры повышается до сотен тысяч, далее стабилизируется и снижается в августе. В ризосфере бессменного культивирования в фазе созревания урожая наблюдалось повышение численности грибов.

Влияние удобрений на почвенные грибы мало изучено, а имеющиеся литературные данные противоречивы. Особенное значение следует уделять азотным удобрениям, в частности нитритам, оказывающим ингибирующее действие на развитие микроорганизмов, в том числе грибов. Так, по данным А. И. Лугаускаса и соавт. (1982), в почвах, содержащих повышенное количество нитритного азота, увеличивается содержание стерильного мицелия (Mycelia sterilia), наблюдается упрощение видового состава рода Penicillium, в некоторых случаях отмечалось положительное влияние нитритов на распространение грибов родов Fusarium (F. solani, F. culmorum) и Mortierella (M. isabillina, M. candelabrum, M. pusilla), Sclerotinia trifoliorum.

Длительное (65 лет) применение минеральных удобрений в принятых нормах на черноземе мощном слабовыщелоченном не вызы-

вало ингибирования в развитии микрофлоры и нарушения структуры микробного ценоза (Каутская, 1982). А. М. Головков (1982) указывает, что общая численность и групповой состав микрофлоры ризосферы озимой пшеницы, выращиваемой в интенсивном севообороте, изменяются в зависимости от гидротермических условий внешней среды, свойств почвы, фазы развития растений, доз вносимых азотных удобрений. Длительное внесение в кислую дерново-подзолистую почву только минеральных удобрений, по данным Г. М. Ширской и соавт. (1982), приводит к токсикозу почвы, увеличивается доля грибов, представленных в основном видами рода Penicillium.

Изучая влияние минимальных обработок почвы с применением гербицида реглона на микофлору озимой пшеницы, Е. А. Гаврилова (1982) выделила виды родов Penicillium, Fusarium (F. culmorum, F. solani, F. avenaceum, F. nivale, F. graminearum), Cladosporium, Alternaria, Trichoderma, Chaetomium, Acremoniella, Qleosporium, Mucor и Aspergillus. Экспериментальные исследования проводили в 1977—1982 гг. на многолетних полевых участках Всесоюзного НИИ селекции и семеноводства пшеницы (Мироновка). Почвенный покров представлен мощными малогумусными крупнопылевато-легкосуглинистыми слабовыщелоченными и выщелоченными черноземами на светло-палевом лессе.

Климат района умеренно континентальный. Среднегодовая температура воздуха 7 °С. Количество осадков в среднем за вегетационный период (апрель — сентябрь) составляет 386 мм. Влагообеспеченность за вегетационный период описывается гидротермическим коэффициентом, равным 1,2. Мощность гумусового горизонта — 38—40 см, содержание гумуса — 4,18 мг на 100 г почвы; $P_2O_5$, по Кирсанову — 10,9; $K_2O$, по Пейве — 7,7 мг на 100 г почвы; pH водной вытяжки — 7,3; гидролитическая кислотность — 0,61 мг-эквивалент на 100 г почвы.

Микофлору почвы изучали на трех фонах: без удобрений, с внесением навоза (6 т/га) и минеральных удобрений ($N_{60}P_{60}K_{60}$). Образцы отбирали по фазам вегетации растений: весной — в период выхода в трубку, летом — молочно-восковой спелости и осенью — после уборки.

Было выделено 986 культур микромицетов, относящихся к трем классам, 24 родам и 98 видам. Видовой состав приведен в табл. 11.

Самыми распространенными по частоте встречаемости были виды родов Penicillium, Aspergillus, Trichoderma, Mortierella, Acremonium, Cladosporium, Mucor, Absidia, Rhizopus и Fusarium. Род Penicillium был представлен видами, составляющими 33,8 %, характерными для почв вообще, но среди них выделялись постоянные для данных условий в разные годы исследований и сезоны вегетации растений, что позволяет считать их специфическими для ризосферы озимой пшеницы. К ним относятся P. glauco-lanosum, P. nigricans, P. chrysogenum, P. varians, P. rubrum, P. funiculosum, P. multicolor и P. janthinellum.

Таблица 11. **Видовой состав микромицетов почвы под озимой пшеницей в условиях монокультуры и севооборота на Мироновском стационаре**

| Наименование классов, родов, секций и видов | Монокультура | | | | | | Севооборот | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Фазы развития | | Фон | | | | Фазы развития | | Фон | | | |
| | выхода в трубку | молочно-восковой спелости | после уборки | без удобрений | NPK | навоз | выхода в трубку | молочно-восковой спелости | после уборки | без удобрений | NPK | навоз |
| **Класс Zygomycetes** | | | | | | | | | | | | |
| Absidia spinosa Lendn. | | | | | | | + | + | | | | |
| Mortierella isabellina Oudem | + | | + | | | | + | + | + | + | | + |
| M. stylospora Dixon—Stewart | + | | + | | | | | + | + | | | |
| Mucor corymbifer Cohn | | + | + | | | | | | | | | |
| M. pusillus Lindt | | + | + | | | | | | | | | |
| Rhizopus nigricans Ehrenb. | | | | | | | | | | | | |
| R. oryzae Went. et Prin. Geerligs | | + | + | | | | | + | | | | |
| **Класс Ascomycetes** | | | | | | | | | | | | |
| Chaetomium globosum Kunze | | + | | | | | | | | | | |
| Ch. olivaceum Cooke et Ellis | | | | | | | | | | | | |
| **Класс Deuteromycetes** | | | | | | | | | | | | |
| Acremonium charticola (Lindau) Gams | + | + | + | + | | + | + | + | | + | | + |
| Alternaria alternata (Fr.) Keissler; Ellis | + | + | + | + | + | | | + | | + | | |
| Aspergillus amstelodami (Magn.) Thom et Church | | + | | | | | | | | | | |
| A. awamori Nakazawa | + | | | + | | | | | + | | | + |
| A. glaucus Link. | + | | | | | | | | | | | |
| A. flavipeps (Bain. et Sart.) Thom et Church) | | | | | | | | + | | | | |
| A. flavus Link | | + | | | | | | | | | | |
| A. fumigatus Fres. | + | + | | + | | | | + | + | + | | + |
| A. niger van Tiegh | + | + | | | | | | + | | + | | |
| A. ochraceus Wilhelm | | + | + | | | | | + | + | + | | + |
| A. sclerotiorum Huber | + | | | + | | | | | | | | |
| A. ustus (Bain.) Thom et Church | + | + | + | + | | | | | | | | |
| A. versicolor (Vuill.) Tiraboschi | | | | | | | | + | | | | + |
| Botryotrichum piluliferum Sacc. et Marchal | + | | + + | | | | | | | | | |

| Наименование классов, родов, секций и видов | Монокультура | | | | | | Севооборот | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Фазы развития | | Фон | | | | Фазы развития | | Фон | | | |
| | выхода в трубку | молочно-восковой спелости | после уборки | без удобрений | NPK | навоз | выхода в трубку | молочно-восковой спелости | после уборки | без удобрений | NPK | навоз |
| Botrytis alli Munn | | | | | | | | | | | | |
| Cladosporium brevi-compactum Pidopl. et Deniak) | + | + | + | + | + | + | + | | | | | |
| C. cladosporioides (Fres.) de Vries | + | + | | + | | | | + | + | + | | |
| C. variabile (Cooke) de Vries | + | | | + | | | | + | | | | + |
| Dendrodochium toxicum Pidopl. et Bilai | | | + | + | | + | | | | | | |
| Doratomyces stemonitis (Pers. ex Fry Morton et Smith) | | | + | + | | | | | + | + | | + |
| Drechslera sorokiniana (Sacc.) Subram. | | | | | | | | | | | | |
| Fusarium gibbosum Appl. et Wr. emend. Bilai | | | | | | | | | | | | |
| F. moniliforme Sheld. | | | | | | | + | | + | + | | + |
| F. moniliforme Sheld. var. subglutinans Wr. et Rg. | + | | | + | | | | | | | | |
| F. oxysporum (Schlecht) Snyd. et Hans. | + | + | | + | + | | | | + | + | | + |
| F. oxysporum (Schlecht) Snyd. et Hans. var. orthoceras Appl. et Wr. (Bilai) | + | + | | + | + | | | + | | + | | |
| F. sambucinum Fuck. | + | + | | + | + | | | | | | | |
| F. sambucinum Fuck. var. minus Wr. | | + | | | | | | | | | | |
| F. semitectum Berk. et Rav. | | + | | + | | | | | | | | |
| F. solani (Mart.) Appl. et Wr. | + | + | | + | + | | | | + | + | | |
| F. solani (Mart.) Appl. et Wr. var. argillaceum (Fr.) Bilai | | + | | + | + | | + | | | | | + |
| Gliocladium roseum (Link.) Bain. | | + | + | | + | + | | + | | + | | |
| G. varians Pidopl. | | | | | | | | | | | | |
| G. vermoeseni (Biourge) Thom | | | | | | | | | | | | |

| Наименование классов, родов, секций и видов | Монокультура | | | | | | Севооборот | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Фазы развития | | Фон | | | | Фазы развития | | Фон | | | |
| | выхода в трубку | молочно-восковой спелости | после уборки | без удобрений | NPK | навоз | выхода в трубку | молочно-восковой спелости | после уборки | без удобрений | NPK | навоз |
| Myrothecium roridum Tode | | | | | | | + | + | | | | |
| Paecilomyces lilacinum Thom. | + | + | + | + | + | + | | | + | + | | |
| Penicillium. chermesinum Biourge | | + | + | | | | | + | + | | | |
| P. glauco-lanosum Chalabuda | + | + | + | + | | | + | + | | + | | |
| P. restrictum Gilman et Abbott | + | | | + | | | + | | | | | |
| P. multicolor Gr., Manoil et Porad. | + | | | + | | | + | | | | | |
| P. glauco-cinerascens Chalabuda | | + | | | | | | | | | | |
| P. janthinellum Biourge | + | | + | + | | | | | | | | |
| P. melinii Thom. | + | | | + | | | | | | | | |
| P. nigricans (Bain.) Thom. | + | + | + | + | | + | | | | | | |
| P. ochro-chloron Biourge | | | | | | | | + | | | | |
| P. chrysogenum Thom. | + | + | | + | | | | + | | + | | |
| P. citrinum Thom. | | + | | + | | | | | | | | |
| P. steckii Zal. | | | | + | | | | | | | | |
| P. vitale Pidopl. et Bilai | | | | + | | | | | | | | |
| P. lanosum Westl. | | + | | + | | | | + | | | | |
| P. roqueforti var. punctatum Abe | | | | | | | | + | | | | |
| P. verrucosum Diercks var. cyclopium (Westling) Samson, Stolk, Hadlok. | + | + | + | | | | | + | + | | | |
| P. verrucosum Diercks var. viridicatum Samson, Stolk, Hadlok. | + | | | | | | | + | + | | | |
| P. viridicatum Westl. | | + | + | + | | | | | | | | |
| P. granulatum Bain. | | | | | | | | | + | | | |
| P. funiculosum Thom | | + | + | + | + | | | | | | | |
| P. purpurogenum Stoll. | + | | | | | | | | | | | |
| P. rugulosum Thom | | + | | | + | | | | | | | |
| P. rubrum Stoll. | | + | | + | | + | | | + | | + | |
| P. tardum Thom | | + | | + | | | + | | | | | |
| P. variabile Sopp. | | | + | + | | | | + | | | | |
| P. varians Smith. | + | + | | + | | | | + | + | | | + |
| P. verruculosum Peyronel | | + | + | | | | | | | | | |
| Scopulariopsis parva Boin | + | | | + | | | | | | | | |

| Наименование классов, родов, секций и валов | Монокультура | | | | | | Севооборот | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Фазы развития | | Фон | | | | Фазы развития | | Фон | | | |
| | выхода в трубку | молочно-восковой спелости | после уборки | без удобрений | NPK | навоз | выхода в трубку | молочно-восковой спелости | после уборки | без удобрений | NPK | навоз |
| Spicaria violacea Abbott | + | | | + | | | | + | | + | | |
| Stachybotrys alternans Bonorden | | + | | | + | + | | + | | + | | + |
| Stephanosporium cereale (Thiim) Shwart | | | + | | | | | | | | | |
| Trichoderma album Preuss | + | | | | | | | | | | | |
| T. aureoviride Rifai | | | | | | | | | + | | | |
| T. hamatum (Bonord.) Bain. | + | + | + | | | | | | | | | |
| T. koningi Oudem. | + | + | | + | + | + | | | | | | |
| T. lignorum Tode | + | | + | | | | + | + | + | | | |
| T. Longibracheatum Rifai | | | | | | | | + | | | | |
| T. polysporum (Link. et Pers.) Rifai | | | | | | | | + | | | | |
| T. viride Pers. | | | + | | | + | | | | | | |
| Trichothecium roseum Link | + | | | | | | | | | | | |

В зависимости от условий изменялся групповой состав грибов. Так, в монокультуре преобладали виды Penicillium: P. glauco-lanosum, P. verrucosum var. cyclopium, P. varians, P. funiculosum, а также Paecilomyces lilacinum. Доминирование видов рода Penicillium можно отнести за счет их высокой спорулирующей способности, что в сообществе почвенных микроорганизмов создает предпосылки для интенсивного токсинообразования. Токсикация почв приводит к крайне неблагоприятным факторам в функционировании экосистемы, в том числе и агросистемы.

В почве севооборота преобладали следующие виды: P. chermesinum, P. citrinum, P. multicolor, P. glauco-cinerascens, P. rubrum. Второе место по частоте встречаемости занимали виды Aspergillus, количество которых составляло около 13,2 %. Всего было выделено 9 видов этого рода, в почве под монокультурой — A. awamori, A. amstelodami, A. ustus, A. sclerotiorum и A. ochraceus; в почве под севооборотом — A. flavus, A. ochraceus, A. sclerotiorum A. versicolor, A. flaviceps и A. glaucus.

Род Fusarium был представлен следующими видами: F. oxysporum var. orthoceras, F. solani, F. sambucinum, F. gibbosum и F. avenaceum. Они, как правило, выделялись в фазы цветения и колошения. Виды рода Trichoderma постоянно выделялись во всех

фазах развития растений, в основном наблюдались T. album, T. lignorum, T. polysporum, T. hamatum и T. aureo-viride. Редкими или случайными по частоте встречаемости были Botryotrichum piluliferum, Dendrodochium toxicum, Myrothecium roridum, Scopulariopsis parva, Spicaria violacea, Stachybotrys alternans, Stephanosporium cereale и Doratomyces stemonitis.

Видовой состав микромицетов и их численность зависели от сезона года и фаз развития пшеницы. Наибольшее число видов выделялось весной в фазу интенсивного роста, что можно объяснить наличием оптимальных условий для их развития (температуры, влажности, питательных веществ). В фазу цветения численность грибов увеличивалась в монокультуре по сравнению с севооборотом, в этом случае наблюдалась четкая разница в содержании отдельных групп грибов: преобладающими были виды Acremonium charticola, Alternaria alternata, Fusarium oxysporum, F. solani, Penicillium glauco-lanosum, Paecilomyces lilacinum, Spicaria violacea и Trichoderma lignorum. Их количество заметно увеличивалось после фазы молочно-восковой спелости, что, по мнению некоторых авторов, объясняется активизацией процессов расщепления клеток эпидермы и корневых волосков, которая приводит к обеспечению грибов источниками углерода и азота и способствует их росту.

Внесение органических удобрений способствовало повышению количества грибов по сравнению с внесением минеральных, увеличивалось количество видов-целлюлозоразрушителей. В последние годы широко изучаются микроорганизмы окультуренных почв и характер взаимоотношений отдельных, как правило, преобладающих видов с возделываемыми растениями на разных фазах роста и в зависимости от многих факторов, в частности растительного покрова, являющегося одним из ведущих в процессе смены видового состава микроорганизмов, в том числе микромицетов, на разных стадиях развития растения.

Растения и растительные остатки являются основной средой в почве, на которой микромицеты сохраняются.

## МИКРОМИЦЕТЫ ПОЧВ ПОД ПОСЕВАМИ ЯЧМЕНЯ И ОВСА

Среди работ по видовому составу грибов почв имеются в основном фрагментарные данные, касающиеся исследований микромицетов под посевами ячменя и овса. Так, на основании изучения влияния разной растительности на состав грибов различных почв заповедника «Каменная Степь» А. П. Ордин (1961) пришел к заключению, что на корнях овса чаще встречается Phoma marchalii и редко виды Chaetomium. Некоторые данные о численности грибов в подпахотном слое дерново-подзолистой почвы при ее окультуривании для центральных районов Нечерноземной области приведены в работе А. К. Миненко (1975). Оказалось, что в почве после ячменя при плантажной вспашке на глубине 20—30 см численность

грибов снижается в два раза по сравнению с трехъярусной вспашкой, а на глубине 30—40 см — почти в три раза.

В исследованиях Н. И. Наплековой и К. С. Сергеевой (1965), посвященных распространенности в почвах Западной Сибири представителей рода Chaetomium, показано, что в высокогорной орошаемой почве Курайской степи под посевами овса обитает один только вид этого рода — Ch. cochlioides. Всего в почвах Западной Сибири под разной растительностью авторы обнаружили 13 видов Chaetomium.

А. Ю. Лугаускас и соавт. (1962, 1971, 1975) при изучении грибной флоры почв Литовской ССР отметили благоприятное влияние ячменя, культивируемого в севообороте как пропашная культура, на выживаемость Drechslera sorokiniana, некоторых видов Fusarium и Verticillium. Д. К. Репшене (1975) из пахотного слоя разных культур, в том числе ярового ячменя, дерново-глеевой, оподзоленной и легкосуглинистой почв Литовской ССР выделила 112 видов грибов, относящихся к 32 родам. Кроме того, она обнаружила наличие четкой связи между видами Fusarium и злаковыми культурами. Так, в почве под ячменем представителей Fusarium было выявлено в среднем 8,6 % (всех грибных зародышей), под пшеницей — 7,6 %, под остальными посевами только 4,7—4,9 %. Наиболее распространенными в исследованных почвах, по данным Д. К. Репшене, оказались виды Penicillium. Под посевами ячменя преимущественно встречался P. purpurogenum. О преобладании видов Penicillium под посевами овса в штате Огайо (США) сообщают R. Deems и H. Joung (1956).

Видовой состав грибов почв под посевами ячменя и овса в районах Полесья и Лесостепи УССР мы изучали по следующей схеме: почва — почва, смытая с корней растений,— корни растений. Пункты отбора образцов и краткая характеристика исследованных почв представлены в табл. 12, 13.

Образцы отбирали в фазе цветения растений на глубине 5—10 см ($A_1$ — перегнойно-эллювиальный горизонт профиля почвы), 20—25 см ($A_2$ — эллювиальный горизонт) и 30—35 см (B — иллювиальный горизонт). На стационарном участке (окрестность Киева) отбор образцов производили на тех же глубинах в фазах кущения растений, цветения и на послеуборочных остатках.

Учитывая, что основная масса почв Полесья и Лесостепи УССР связана с центрами расселения лесной растительности, так как в прошлом изучаемые районы представляли зону сплошных лесов, кроме микромицетов окультуренных почв под указанными зерновыми культурами для сравнения были исследованы грибы неокультуренных почв лиственных лесов. Подобного рода исследования необходимы для выявления закономерностей формирования грибного сообщества окультуренных почв.

Микромицеты почв лиственных лесов изучали преимущественно в чистых дубовых, грабовых, березовых лесных сообществах или смешанных, но с преобладанием указанных пород. В большинстве случаев возраст древесных пород составлял 50—60, 100, 250 лет.

Таблица 12. **Пункты отбора образцов в ризосфере ячменя и овса почв разных агропочвенных районов Полесья и Лесостепи УССР (по Вернадскому и др., 1951)**

| Агропочвенный район | Пункт отбора образцов | Почва | Культура | Предшественник |
|---|---|---|---|---|
| Сарненский северо-западный | Волынская обл., Голобский сортоучасток | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Ячмень | Травы |
| | Ровенская обл., Сарненский р-н, с. Ремчины | Луговая неглубокая средне-легкосуглинистая | Овес | Свекла |
| | То же | То же | » | Картофель |
| | » » | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | » | То же |
| | Ровенская обл., Сарненская опытная станция | Торфяники глубокие | » | Люпин |
| | То же | То же | » | Кукуруза |
| Житомирско-Коростенский | Житомирская обл., Коростенская опытная станция | Луговая песчаная легкосуглинистая | » | Свекла |
| | То же | Дерново-средне- и сильноподзолистая лесная глеевая | Ячмень | Картофель |
| Чернигово-Новгород-Северский | Черниговская обл., Чемерская опытная станция | Светло-серая оподзоленная | Овес | Кукуруза |
| | То же | То же | » | Вико-овсяная смесь |
| | » » | » » | Ячмень с подсевом клевера | Картофель |
| | » » | » » | Ячмень | Кукуруза |
| Луцко-Ровенский | Волынская обл., Волынская опытная станция | Оподзоленный чернозем | Овес | То же |
| | То же | То же | Ячмень | » » |
| Тернопольско-Белоцерковский | Киевская обл. (Феофания) | Темно-серая оподзоленная | » | » » |
| | То же | То же | Овес | » » |
| Сумско-Миргородский | Сумская обл., Глуховский р-н | Темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая | Ячмень | » » |

Таблица 13. **Содержание гумуса и величина pH на разной глубине различных исследованных почв**

| Пункт отбора образцов | Почва | Глубина, см | pH солевой вытяжки | Гумус, % |
|---|---|---|---|---|
| Волынская обл., Голобская опытная станция | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | 0—20<br>20—40 | 6,50<br>— | 2,31<br>2,00 |
| Ровенская обл., Сарненский р-н, с. Ремчины | Луговая неглубокая средне-легкосуглинистая | 0—20<br>20—40 | 6,70<br>— | 5,00<br>4,10 |
| То же | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | 0—20<br>20—40 | 4,75<br>5,25 | 1,20<br>0,50 |
| Ровенская обл., Сарненская опытная станция | Торфяники глубокие | 0—20<br>30—40 | 6,40<br>5,80 | —<br>— |
| Житомирская обл., Коростенская опытная станция | Дерново-средне- и сильноподзолистая лесная глеевая | 0—10 | 4,80 | 1,00 |
| То же | Луговая песчаная легкосуглинистая | 0—10<br>15—20<br>30—40 | 6,10<br>6,20<br>6,60 | 4,64<br>1,22<br>0,41 |
| Черниговская обл., Чемерская опытная станция | Светло-серая оподзоленная | 0—10<br>20—35 | 6,00<br>5,80 | 1,17<br>0,82 |
| Киевская обл. (Феофания) | Темно-серая оподзоленная | 0—10<br>20—35 | 5,80<br>5,70 | 2,82<br>2,21 |

При отборе образцов учитывали тип леса, полноту насаждений, наличие или отсутствие подроста и покрова.

Как и в окультуренных почвах, образцы отбирали на глубине 5—10, 20—25 и 30—35 см. В березовых (Киевская обл.) и дубовых (Винницкая обл.) растительных сообществах кроме указанных глубин пробы почв брали еще в перегнойно-аккумулятивном горизонте профиля почвы (А) и на глубинах 100, 150 и 200 см (С — материнская порода).

Лесная подстилка является постоянным источником поступления в почву органических веществ и минеральных соединений. Известно также, что в разложении лесной подстилки важная роль принадлежит грибам. Состав грибов, находящихся в подстилке, исследован недостаточно, поэтому кроме почвы микромицеты изучали и в подстилке. Последнюю делили на два слоя — верхний, в который входили свежеопавшие и неразложившиеся листья, валежник и другие растительные остатки, и нижний, состоящий из сильноминерализованных растительных остатков, соприкасающихся с поверхностью почвы.

Из почвы грибы выделяли методом почвенных разведений с последующим посевом на питательные среды (Waksman, 1916), с корней растений и лесной подстилки — методами водных смывов (Литвинов, 1969; Методы экспериментальной микологии, 1982) и накопления во влажных камерах (Наумов, 1937; Пидопличко,

1953). Развивающиеся на поверхности корней, листьев и валежника либо погруженные в их ткань сухоспоровые сумчатые грибы, плодовые тела которых снабжены отверстием, выделяли методом, предложенным Т. С. Кириленко (1977а).

На основании проведенных исследований установлено обилие грибных зародышей в толще почвы верхних слоев и убывание их количества по мере удаления от поверхности, что вполне согласуется с результатами исследований, проведенных другими авторами с разной растительностью (Красильников, 1936; Халабуда, 1948; Білай, Дарменко, 1952; Сизова, Парайская, 1953; Білай та ін., 1954; Warcup, 1955а, б; Al-Doory et al., 1959; Литвинов, 1961; Підоплічко та ін., 1962а, б, 1968; Камышко, 1962, 1968; Jackson, 1965; Gams, Domsch, 1967, 1969а; Кириленко, Московец, 1969; Eicker, 1970; Московец, Цубина, 1971а, б; Литвинов, Смирнова, 1975, 1976а, б; Chrzanowski, 1976; Сизова, 1977; Кириленко, 1978; Rogers, Hesseltine, 1978; и др.).

В качестве примера уменьшения грибных особей с глубиной профиля почвы в районах Полесья и Лесостепи УССР можно сослаться на следующие цифры: в 1 г сухой светло-серой оподзоленной почвы Черниговской обл., отобранной под посевами ячменя после кукурузы, в почвенном горизонте $A_1$ обнаружено 45,6 тыс. грибных зародышей, в горизонте $A_2$ — 11,6, тогда как в горизонте В их было лишь 4,0 тыс. Под посевами овса, высеянного после вико-овсяной смеси, в этой же почве грибных зародышей в горизонте $A_1$ было 35,5 тыс., $A_2$ — 9,5, а В — 8,6 тыс. В луговой легкосуглинистой песчаной почве Житомирской области под посевами овса после свеклы в горизонте $A_1$ выявлено 33,7 тыс. грибных зародышей, $A_2$ — 23,0, В — 7,0 тыс. Подобная картина количественного распределения грибных зародышей в почве по горизонтам наблюдалась и в неокультуренных почвах лиственных лесов. Присутствие грибных особей, хотя и в небольшом количестве, почти всегда отмечалось на глубинах 100, 150 см (обычно 5—10 тыс.) и даже 200 см (меньше тысячи в 1 г сухой почвы). В ряде случаев обнаружено увеличение количества грибных зародышей в горизонтах почвы $A_2$ и В по сравнению с горизонтом $A_1$, а именно: в торфяниках глубоких Ровенской области под посевами овса после люпина в горизонте $A_1$ содержалось 23,7 тыс. грибных зародышей, $A_2$ — 36,4, в горизонте В число их возросло до 36,9 тыс. Увеличение в некоторых почвах количества грибных зародышей с глубиной почвенного профиля, по нашему мнению, нельзя истолковывать как нарушение общей тенденции снижения их численности по мере погружения в толщу почвы. Здесь необходимо учитывать то обстоятельство, что глубина 20—25 см (эллювиальный горизонт), а в некоторых случаях и иллювиальный горизонт (30—35 см), особенно пахотных почв, по-видимому, иногда относится к генетически одному и тому же перегнойно-эллювиальному горизонту (5—10 см).

В разных почвах и даже в одной и той же почве, но под разными зерновыми культурами или древесными породами отмечено значительное варьирование количества грибных особей в верхних

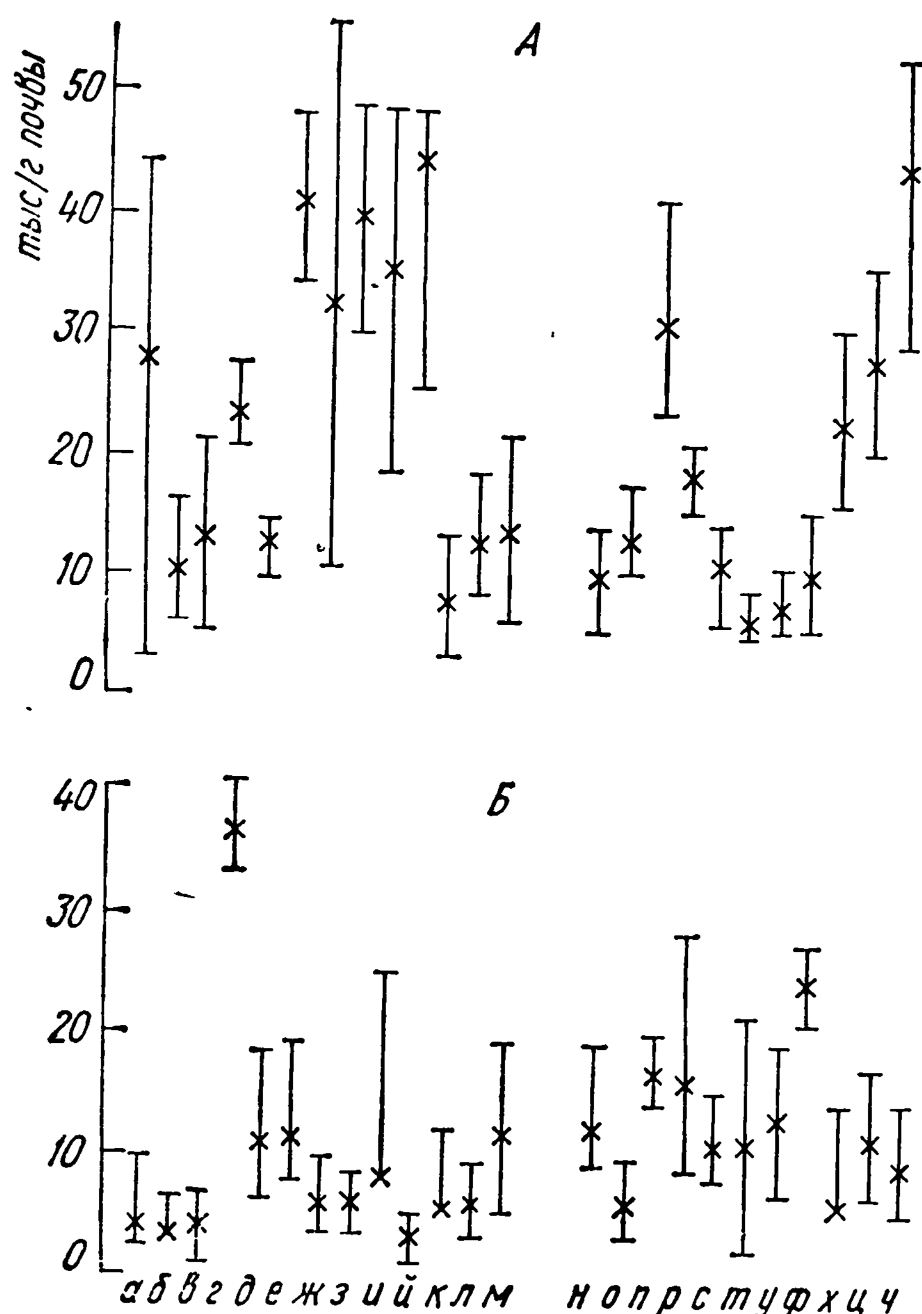



Рис. 6. Количество грибных зародышей (тыс/г почвы) в верхних и нижних слоях различных почв Полесья и Лесостепи УССР:

*А* — глубина 5—10 см, *Б* — 30—35. Сарненский северо-западный агропочвенный район: *а* — перегнойно-карбонатная оподзоленная почва, ячмень после трав; *б* — перегнойно-карбонатная темно-серая, ячмень после кукурузы: *в* — луговая неглубокая среднелегкосуглинистая, овес после свеклы; *г* — торфяники глубокие, овес после люпина; *д* — торфяники глубокие, овес после капусты. Житомирско-Коростенский агропочвенный район: *е* — дерново-среднеподзолистая супесчаная почва, овес после картофеля; *ж* — луговая песчаная легкосуглинистая, овес после свеклы; *з* — луговая песчаная легкосуглинистая, ячмень после картофеля. Чернигово-Новгород-Северский агропочвенный район: *и* — светло-серая оподзоленная почва, овес после викоовсяной смеси; *й* — светло-серая оподзоленная почва, ячмень после кукурузы. Луцко-Ровенский агропочвенный район: *к* — темно-серая оподзоленная почва, ячмень после свеклы; *л* — чернозем оподзоленный, ячмень после кукурузы; *м* — чернозем оподзоленный, овес после кукурузы. Тернопольско-Белоцерковский агропочвенный район, Житомирская обл.: *н* — почва дубовых растительных сообществ с подлеском; *о* — почва дубовых растительных сообществ без подлеска. Киевская обл: *п* — почва березовых растительных сообществ; *р* — почва дубовых растительных сообществ; *с* — почва грабовых растительных сообществ. Винницко-Могилевский агропочвенный район: *т* — почва смешанных дубовых растительных сообществ (50 лет); *у* — почва чистых дубовых растительных сообществ (100 лет); *ф* — почва под дубом в культуре (15 лет). Уманско-Чигиринский агропочвенный район: *х* — почва грабовых растительных сообществ; *ц* — почва ясеновых растительных сообществ; *ч* — почва дубовых растительных сообществ.

слоях ($A_1$). В более глубоких слоях почвы (В), в том числе географически отдаленных районов, грибные особи распределены равномернее. Крайне незначительное колебание количества грибных зародышей в нижних слоях почвы по сравнению с верхними обнаружено и в почвах лесных растительных сообществ (рис. 6). Отсюда следует, что в верхних слоях почвы, в которых довольно постоянно наблюдается заметное колебание численности грибных особей, пищевые и другие взаимоотношения организмов сложнее, чем в нижних.

На сокращении количества грибов в нижних горизонтах, по-видимому, сказывается уплотнение почвы. Несомненно, количество грибных зародышей в почве зависит от содержания в ней гумуса. В данном случае прослеживается прямая связь между уменьшением с глубиной профиля почвы содержания грибных особей и гумуса. Вместе с тем в некоторых почвах, верхние слои которых имеют относительно высокий процент гумуса, как, например, луговая песчаная легкосуглинистая (4,64 %), численность грибов в три раза меньше, чем в почвах с незначительным количеством гумуса — светло-серая оподзоленная (1,1 %). Процентное содержание гумуса в почвах представлено в табл. 13.

Не вызывает сомнения, что увеличение или уменьшение численности грибных особей в почвах обусловлено многими другими биотическими и абиотическими факторами, в том числе влажностью. К этому выводу мы пришли на основании многолетних систематических исследований микромицетов почв. Так, в результате анализа видов грибов, изолированных из почвы, и ее влажности обнаружено, что в более засушливых условиях районов Полесья и Лесостепи УССР ведущее место по частоте встречаемости обычно занимают обильноспороносящие виды Penicillium, которые, как правило, дают высокий процент изолятов, а увеличение влажности положительно влияет на заселение почвы представителями Mucorales (Mucor hiemalis), видами рода Absidia и др. Это можно подтвердить таким примером. В 1963 г. с 1 по 10 июня выпало 26 мм осадков, а с 10 по 20 июля — 64 мм (окрестность Киева). В первом случае в темно-серой оподзоленной почве виды Penicillium под овсом составили в среднем 80 % (69—91 %) всех изолятов, Mucorales — до 8 %. Во втором случае, когда выпало 64 мм осадков, в почве под посевами овса было отмечено снижение количества видов Penicillium в среднем до 44 % (25—64 %) и увеличение числа видов Mucorales в среднем до 34 % (27—41 %) (рис. 7).

Аналогичная картина отмечена и в почвах лиственных лесов. Так, в дубравах сырых ($Д_3$) в почвах, смытых с корней растений, виды Penicillium чаще всего составляли в среднем 46 % всех изолированных грибов, Mucorales — 31; в почвах на глубине 20—25 см представителей Penicillium обычно было 47 %, Mucorales — 45. В дубравах влажных ($Д_2$), которым свойственна меньшая влажность, в почвах, смытых с корней растений, видов Penicillium, как правило, было в среднем 66 %, Mucorales — 20; в почвах на глубине 20—25 см виды Penicillium составляли 74 %, Mucorales — 13. В почвах сырых дубрав среди представителей Mucorales кроме видов Absidia и Mucor широко распространенными оказались виды Mortierella.

Зависимость численности видов отдельных родов и даже групп грибов от влажности наблюдалась и в подстилке лиственных лесов. В дубравах сырых процентный состав Mucorales в подстилке, как и в почве, всегда был выше, чем в дубравах влажных, а представителей Penicillium и особенно темноцветных грибов — ниже, хотя развитие их, как оказалось, в большей мере связано со степенью разрушения этого субстрата (рис. 8).

На увеличение численности представителей рода Penicillium в засушливых почвах под озимой пшеницей указывает Т. В. Халабуда (1946). Изучив состав грибов в шести разных почвах Австралии, Whei-Chu Chen и Griffin (1966) пришли к заключению, что наибольшее разнообразие грибов в почвах наблюдается при относительной влажности 75—90 %. При понижении относительной влажности состав грибов различных почв становится более однотипным, и микромицеты были представлены главным образом видами Penicillium и Aspergillus. Положительное влияние повышен-

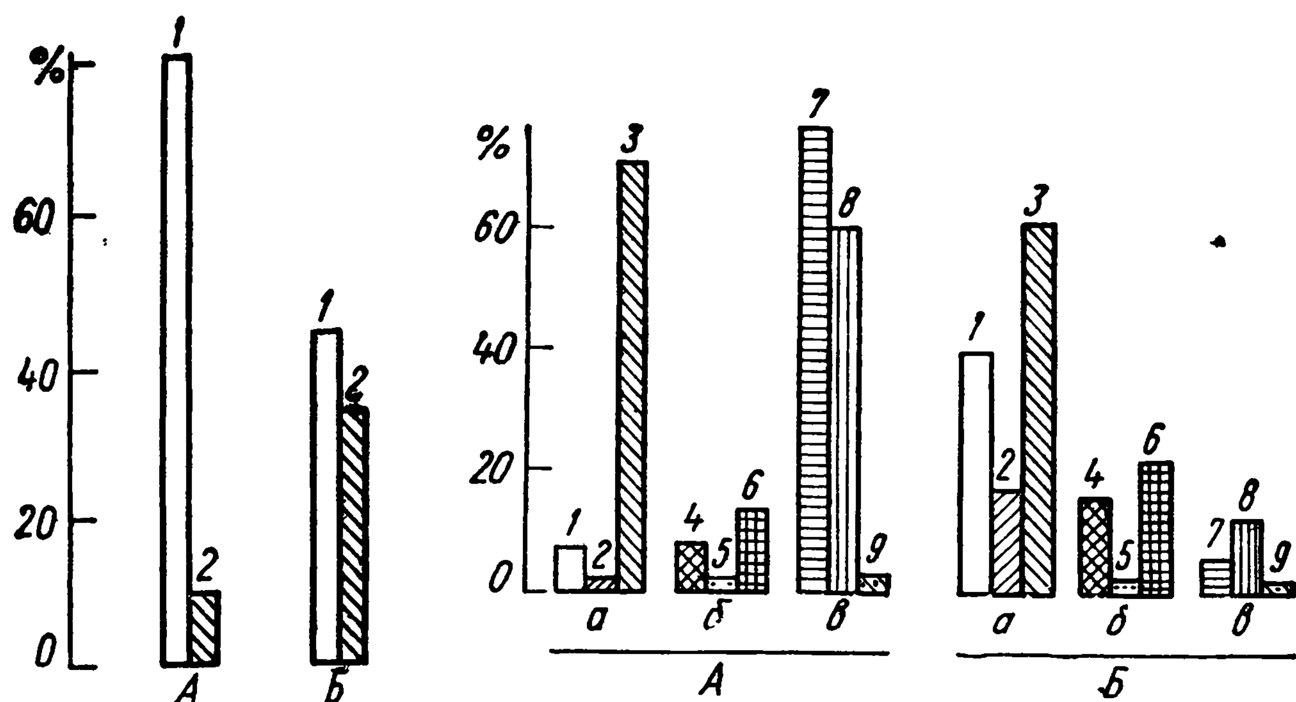



Рис. 7. Частота встречаемости (%) видов Penicillium (*1*) и Mucorales (*2*) в темно-серой оподзоленной почве при разной влажности:

*А* — 26 мм осадков, *Б* — 64.

Рис. 8. Частота встречаемости (%) видов Penicillium (*а*), Mucorales (*б*) и Dematiaceae (*в*) в дубравах влажных (*А*) и сырых (*Б*); *1*, *4*, *7* — листья свежеопавшие, *2*, *5*, *8* — валежник, *3*, *6*, *9* — нижний разложившийся слой подстилки.

ной влажности на количество грибов в почве отмечали О. Fassatiova (1966) и G. Brun и соавт. (1978).

Показано, что в непосредственной близости от корней растений (почва, смытая с поверхности корней) грибов концентрируется гораздо больше, чем в почве ризосферы (рис. 9). Эти данные подтверждают аналогичные исследования других авторов, проведенные с разными культурами (Carrett, 1951; Гомоляко, 1956; Московец, 1957а, б, в; 1961; Waid, 1957; Підоплічко та ін., 1962а, б; Лучаускас, Скоудите, 1971; Егорова, Свищ, 1975; и др.).

Неодинаковой оказалась и численность видового состава грибов в разных исследованных почвах. Наиболее бедный видовой состав грибов в окультуренных почвах представлен в дерново-средне- и сильноподзолистой глеевой почве Житомирской области (17 видов в почве, 29 — в смывах с корней, 13 — на корнях) и в торфяниках глубоких Ровенской области (21 вид в почве, 31 — в смывах с корней, 15 — на корнях растений). Наибольшее видовое разнообразие микромицетов (39 видов в почве, 59 — в смывах с корней и 36 — на корнях) оказалось в темно-серой оподзоленной почве Киевской области, значительное число видов грибов содержалось в темно-серой слабооподзоленной лесной суглинистой почве Сумской области (41 вид в почве, 52 — в смывах с корней, 34 — на корнях) и светло-серой оподзоленной почве Черниговской области (49 видов в почве, 55 — в смывах с корней, 32 — на корнях). Остальные исследованные почвы районов Полесья и Лесостепи УССР (луговая среднелегкосуглинистая, перегнойно-карбонатная оподзоленная и др.) по видовому составу грибов занимали проме-

жуточное положение между торфяниками глубокими и темно-серой оподзоленной почвой (табл. 14).

Среди обнаруженных в исследованных почвах видов грибов преобладали представители несовершенных гифомицетов и порядка Mucorales. Например, в светло-серой оподзоленной почве Черниговской области несовершенных гифомицетов было выявлено 27 видов, из них 8 видов Penicillium (P. adametzi, P. multicolor, P. funiculosum, P. ochrochloron, P. tardum и др.) и 19 видов других родов светло- и темноокрашенных гифомицетов. Второе место по численности видов в этой почве занимали, как указывалось выше, представители порядка Mucorales (12 видов), среди которых постоянно встречались Mucor hiemalis, Zygorhynchus moelleri, Actinomucor repens, Rhizopus arrhizus и Syncephalastrum racemosum; видов Acervulales преимущественно из рода Fusarium — 6 видов и разновидностей (F. oxysporum, F. oxysporum var. orthoceras, F. moniliforme var. lactis, F. avenaceum, F. semitectum и др.), Ascomycetes — 4 (Gymnoascus roseus, Talaromyces flavus, Chaetomium cochlioides, Ch. anahelicinum), Pycnidiales — 1 (Coniothyrium fuckelii). Для этой же почвы, смытой с корней растений, также свойственно обилие несовершенных гифальных грибов — 27 видов (7 видов Penicillium, 19 видов остальных светло- и темноокрашенных гифомицетов), 7 видов порядка Mucorales. Среди мукоральных грибов наиболее распространенными оказались M. hiemalis, Absidia lichtheimi и Rh. arrhizus. Видов Acervulales было 10 (все из рода Fusarium), Ascomycetes — 6 (Talaromyces flavus, T. luteus, Eupenicillium javanicum, Tielavia microspora, Chaetomium anahelicinum, Ch. dolichotrichum). На корнях растений гифальных грибов, в основном темноокрашенных гифомицетов, обнаружено 14 видов, Acervulales — 5, в том числе 4 вида из рода Fusarium. Наиболее широко распространенными на корнях ячменя в светло-серой оподзоленной почве Черниговской обл. оказались Periconia macrospinosa, Trichocladium asperum, Fusarium oxysporum var. orthoceras, Arthrobortys arthrobotryoides.

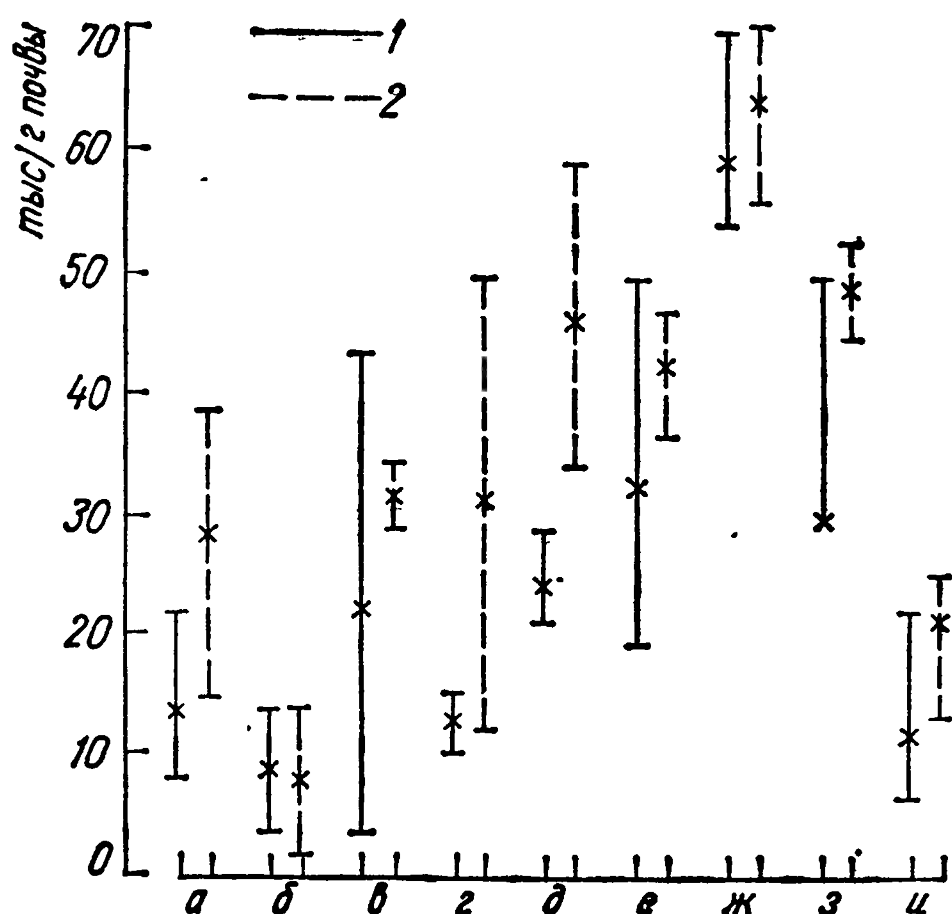



Рис. 9. Количество грибных зародышей (тыс/г) в почве (*1*) и в смывах с корней растений (*2*):

*а* — оподзоленный чернозем, овес после кукурузы; *б* — темно-серая оподзоленная почва, ячмень после кукурузы; *в* — перегнойно-карбонатная оподзоленная почва, ячмень после трав; *г* — торфяники глубокие, овес после капусты; *д* — торфяники глубокие, овес после люпина; *е* — светло-серая оподзоленная почва, овес после викоовсяной смеси; *ж* — светло-серая оподзоленная почва, овес после кукурузы; *з* — светло-серая оподзоленная почва, ячмень после кукурузы; *и* — луговая неглубокая среднелегкосуглинистая, овес после свеклы.

Таблица 14. **Видовой состав грибов в почве (п), в смывах с корней (с) и на**

| Вид гриба | Агропочвенные | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Сарненский северо-западный | | | |
| | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Луговая песчаная среднелегкосуглинистая | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | Торфяники глубокие |
| **Класс Zygomycetes** | | | | |
| Mucor plumbeus Bon. | | | | |
| M. ramannianus Moller | | пс | | |
| M. angulisporus Naumov | | | | |
| M. racemosus Fres. | | | | |
| M. circinelloides v. Tiegh. | | | пс | п |
| M. griseo-cyanus Hagem | | | | с |
| M. hiemalis Wehmer | пс | | | пс |
| Zygorhynchus moelleri Vuill. | пс | пс | п | пс |
| Circinella spinosa v. Tieghem et LeMonn. | | п | п | п |
| Actinomucor repens (Eidam) Benj. et Hesseltin | | | | |
| Rhizopus microsporus v. Tieghem | | | | |
| Rh. arrhizus Fischer | с | с | | |
| Rh. cohni Berlese et de Toni | | | | |
| Rh. oryzae Went et Prinsen Geerlings | | | | с |
| Rh. nigricans Ehrenb. | п | | | |
| Absidia glauca Hagem | | с | с | |
| A. lichtheimi (Lucet) et Cost.) Lendner | | | | |
| A. spinosa Lendner | | | п | |
| A. cylindrospora Hagem | | п | п | |
| A. butleri Lendner | | | | |
| Cunninghamella elegans Lendner | | п | | |
| C. echinulata (Matr.) Thaxter | п | | | |
| Syncephalastrum racemosum (Cohn) Schroter | | п | | |
| Mortierella isabelina Oudem. | | | | |
| M. stylospora Dixon—Stewart | | | | п |
| M. nana Linnem. | | | | |
| **Класс Ascomycetes** | | | | |
| Gymnoascus roseus (Raillo) Apinis | | | пск | |
| G. vinaceus (Raillo) Apinis | | | | |
| G. reessii Baranetzky | | | | |
| Eidamella spinosa Matr. et Dassonv. | | | | |
| Byssochlamys nivea Westl. | | | | |
| Eurotium herbariorum Fuckel | | п | | |
| E. rubrum Konig e. a. | | | | п |
| E. amstelodami Mangin | | | | |

корнях (к) зерновых культур разных районов Полесья и Лесостепи УССР

| районы, почвы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Житомирско-Коростенский | | Чернигово-Новгород-Северский | Луцко-Ровенский | Тернопольско-Белоцерковский | Сумско-Миргородский |
| Луговая песчаная легкосуглинистая | Дерново-средне- и сильноподзолистая глеевая | Светло-серая оподзоленная | Чернозем оподзоленный | Темно-серая оподзоленная | Темно серая слабооподзоленная лесная суглинистая |
| | с | | | | с |
| | | п | | | п |
| | п | п | п | | |
| | | | | с | |
| | | | | | п |
| пс | пс | пс | пс | пс | пс |
| пс | пс | пс | пс | пс | пс |
| | | пс | | | |
| | | п | | п | пс |
| | | пс | | | |
| с | | пс | пс | | |
| с | | | | | |
| п | пс | | | с | пс |
| | | пс | п | п | с |
| | | пс | | | |
| пс | | пс | п | | пс |
| п | | | | | пс |
| | | п | | | с |
| | | | | п | |
| | | п | п | | |
| | | | | п | |
| | | п | | | |
| ск | | п | с | | ск |
| | | | к | | |
| ск | | | | | |
| | | | | ск | с |
| | | | | пс | ск |
| | | | пк | с | |
| | | | с | | |

| Вид гриба | Агропочвенные | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Сарненский северо-западный | | | |
| | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Луговая песчаная средне-легкосуглинистая | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | Торфяники глубокие |
| Neosartoria fischeri Malloch et Cain | к | | | |
| Emericella nidulans (Eidam) Vuill. | | | | |
| Talaromyces wortmanni (Klocker) Benj. | | | | |
| T. flavus (Klocker) Stolk et Samson | пс | п | пс | |
| T. luteus (Sacc.) Stolk et Samson | | | | |
| Eupenicillium brefeldianum (Dodge) Stolk et Samson | | | с | |
| E. javanicum (V. Beyma) Stolk et Scott | с | | | |
| Microascus cinereus (Emile — Weil et Gaudin) Curzi | | | | |
| Tielavia microspora Mouchacca | | | | |
| T. terricola (Gilman et Abbott) Emmons | | | | |
| Melanospora zobelii (Corda) Fuckel var. minor Pidopl. | | к | с | |
| Chaetomidium subfimeti Seth | | | | |
| Chaetomium globosum Kunze ex Fr. | к | ск | к | п |
| Ch. olivaceum Cooke et Ellis | | | | |
| Ch. aureum Chivers | ск | | | |
| Ch. fusiforme Smith | | | | пк |
| Ch. spirale Zopf | | | ск | |
| Ch. cochlioides Palliser | | | | |
| Ch. anahelicinum Udagawa et Cain | | ск | | |
| Ch. dolichotrichum Ames | | | | |
| Sordaria fimicola (Rob.) Ces. et de Not. | | | | |
| Neocosmospora vasinfecta Smith | | к | | |
| Westerdykella multispora (Saito et Minoura) Cejp et Milko | | | | |
| Preussia funiculata (Preuss) Fuckel | | | | |
| **Класс Deuteromycetes** | | | | |
| Geotrichum candidum Link | к | | к | |
| Chrysosporium pannorum (Link) Hughes et Carmichael | | | | |

| Районы, почвы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Житомирско-Коростенский | | Чернигово-Новгород-Северский | Луцко-Ровенский | Тернопольско-Белоцерковский | Сумско-Миргородский |
| Луговая песчаная легкосуглинистая | Дерново-средне- и сильноподзолистая глеевая | Светло-серая оподзоленная | Чернозем оподзоленный | Темно-серая оподзоленная | Темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая |
| | | | | к | ск |
| | | | | ск | |
| пс | пс | пс | пс | пс | пс |
| | | с | | | с |
| | | с | | п | |
| | | | к | | |
| | | ск | | п | |
| | | | | п | |
| | | | | ск | с |
| | | | к | | |
| пск | | | | | |
| | | | | | к |
| | | пк | | с | |
| с | | пск | | к | к |
| | | ск | | | |
| к | | | к | | |
| к | | | | | |
| к | | | | | |
| с | | к | | | |

| Вид гриба | Агропочвенные | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Сарненский северо-западный | | | |
| | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Луговая песчаная среднелегкосуглинистая | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | Торфяники глубокие |
| Ch. merdarium (Link ex Fr.) Carmichael | | | | |
| Oidiodendron cerealis (Thum) Barron | | п | | с |
| O. echinulatum Barron | | | | |
| O. truncatum Barron | | | | |
| O. griseum Robak | | | | |
| Trichosporiella hyalina Kamyschko ex Gams et Domsch | | | | |
| Sporotrichum praticola Pidopl. | | | | |
| Sepedonium chrysospermum (Bull.) Fr. | | | | |
| Acremoniella atra (Corda) Sacc. | ск | | | |
| Trichothecium roseum Link. | | | | |
| Monacrosporium psychrophilum (Drechs.) Cooke et Dikinson | | | | |
| Dactilella minuta Grove | | | | |
| Diheterospora heterospora (Kamyschko) Barron et Opinis | | | с | с |
| Rhinocladium sp. | | п | с | |
| Humicola grisea Traaen | | | пс | п |
| Mammaria echinobotryoides Ces. | | | | |
| Wardomyces inflatus (March.) Hennebert | | | | |
| Echinobotryum atrum Corda | | | | |
| Acrogenospora sphaerocephala (Berk. et Br.) Ellis | | | | |
| Acrospeira mirabilis Berk. | к | | | |
| Trichocladium asperum Harz | | | ск | |
| T. opacum (Corda) Hughes | | | пск | с |
| T. canadense Hughes | | | | |
| T. ucrainicum Kiril. | | | | с |
| Monodictys levis (Wiltshire) Hughes | | | | |
| Tetracoccosporium paxianum Szabe | | | | |
| Arthrinium sphaerospermum Fuckel | | ск | | |
| Epicoccum purpurascens Ehrenb. et Schlecht. | | | | |
| Scopulariopsis brevicaulis (Sacc.) Bain. | | п | | |
| S. candida (Guegues) Vuill. | | | с | |
| S. brumpti Salvanet-Duval. | | | | |
| Doratomyces stemonitis (Pers. ex Fr.) Morton et Smit | | | | |

| районы, почвы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Житомирско-Коростенский | | Черниговo-Новгород-Северский | Луцко-Ровенский | Тернопольско-Белоцерковский | Сумско-Миргородский |
| Луговая песчаная легкосуглинистая | Дерново-средне- и сильноподзолистая глеевая | Светло-серая оподзоленная | Чернозем оподзоленный | Темно-серая оподзоленная | Темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая |
| с | | | | | с |
| | с | п | п | | с |
| | | с | | | |
| | | | | с | |
| | | с | | | |
| | | | | к | |
| | | | | | п |
| | | | ск | ск | |
| | | | | с | |
| | | | | ск | ск |
| к | | к | | к | к |
| к | | | | | |
| | | п | | пс | с |
| к | | пск | п | | к |
| | | | пс | с | пс |
| п | | | | | |
| | | | | с | |
| | | | | | к |
| | | | | | к |
| пск | | пк | с | | |
| пск | | | п | ск | к |
| | | п | пс | | |
| | | | | пс | |
| | | | | к | |
| п | | пс | пк | | с |
| к | | | ск | с | с |
| | | ск | | | |
| | | п | | | |
| | | ск | | | |
| | | | | ск | |

| Вид гриба | Агропочвенные | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Сарненский северо-западный | | | |
| | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Луговая песчаная среднелегкосуглинистая | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | Торфяники глубокие |
| Trichurus gorgonifer Bainier | | | | |
| Melanconium atrum Link | | | к | |
| Septonema secedens Corda | | | | |
| Septonema chaetospira (Grove) Hughes | к | | | к |
| Cladosporium macrocarpum Preuss | | | | |
| Cl. cladosporioides (Fresen.) de Vries | с | с | пс | с |
| Cl. spaerospermum Penz | с | с | | с |
| Cl. herbarum (Pers.) Link et Gray | | | | с |
| Cl. variabile (Cooke) deVries | | | | с |
| Periconia macrospinosa Lefebv. et John | ск | к | ск | |
| Isaria felina Fr. | | | | |
| Beauveria bassiana (Bals.) Vuill. | | | | |
| Tritirachium roseum vanBeyma | к | | | к |
| Geniculosporium serpens Chesters, Greenhalgh | к | к | к | к |
| Dactylaria purpurella Sacc. | | | | с |
| Arthrobotrys arthrobotryoides (Berl.) Lindau | | | с | |
| A. robusta Duddington | | | | с |
| A. superba Corda | с | | | |
| A. oligospora Fresenius | | | | |
| Rhinocladiella atrovirens Nannf. | | | | |
| Ochroconis tschawytchae (Doty et Slater) Kiril. et All Ahmed | | | | |
| O. constricta (Abbott) deHood et V. Arx | | | | |
| Cordana pauciseptata Preuss | | | | |
| Oedocephalum coprophilum Kobayasi | | | с | |
| Botrytis cinerea Pers ex Fr. | | | | |
| Torula herbarum (Pers) Link ex Gray | | пск | | |
| T. graminis Desm. | | | | |
| Curvularia geniculata (Tracy et Earle) Boedijn | | | | |
| C. lunata (Wakker) Boedijn | | | с | |
| Helminthosporium velutinum Link ex Ficinus et Schubert | | | | |
| Drechslera rostrata (Drechsler) Richardsen et Flaser | | к | | |

| районы, почвы | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Житомирско-Коростенский | | Чернигово-Новгород-Северский | Луцко-Ровенский | Тернопольско-Белоцерковский | Сумско-Миргородский |
| | Луговая песчаная легкосуглинистая | Дерново-средне- и сильноподзолистая глеевая | Светло-серая оподзоленная | Чернозем оподзоленный | Темно-серая оподзоленная | Темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая |
| | | | | | С | |
| | С | | | | К | К |
| | | К | | | К | К |
| | | | | | С | СК |
| | С | С | ПК | ПС | СК | ПС |
| | | | П | | С | |
| | | | ПС | ПС | С | ПС |
| | | | П | | С | |
| | К | К | ПСК | СК | СК | К |
| | С | | | | | |
| | | | | С | С | |
| | К | К | К | К | К | К |
| | | | П | | С | |
| | | | С | К | К | ПК |
| | | С | | | | |
| | | | | | | С |
| | | | | | | С |
| | | | | СК | К | СК |
| | | | | К | | |
| | СК | | | | | |
| | | | | | К | К |
| | | | ПСК | | СК | |
| | ПСК | | | | СК | |
| | | | | К | | |
| | | | | | | ПС |

| Вид гриба | Агропочвенные | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Сарненский северо-западный | | | |
| | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Луговая песчаная средне-легкосуглинистая | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | Торфяники глубокие |
| D. turcica (Pass.) Subram. | к | | | |
| D. australiensis (Bugnicount) Subram. et Jain ex Ellis | | | | |
| D. sorokiniana (Sacc.) Subram. et Jain | | | к | |
| Dendryphion nanum (Nees ex Gray) Hughes | | | | |
| Alternaria alternata (Ness ex Gray) Hughes | ск | ск | ск | пс |
| Ulocladium botrytis Preuss | | | | |
| Stemphylium botryosum Wallr. | | | | |
| Harposporium sicyoides Drechsler | | к | | |
| Acremonium strictum Gams | | пс | | с |
| A. breve (Sukap et Tirum.) Gams | | | п | |
| A. murorum (Corda) Gams | к | | | |
| A. butyri (Van Beyma) Gams | п | | | с |
| Cephalosporiopsis alpina Peyronel | | | | |
| Hyalobotrys elegans Pidopl. | | с | | |
| Verticillium tenerum (Nees ex Pers.) Link | | | | |
| V. candidum Sacc. | | | | |
| V. fusisporum Gams | | | к | |
| Gliocladium roseum (Link) Bain. | пс | с | пс | п |
| G. varians Pidopl. | к | п | | |
| G. radicicola Pidopl. | | | | |
| Trichoderma koningii Oudem. | | | | |
| T. harcianum Rifai | к | к | к | к |
| T. aureoviride Rifai | | п | | пс |
| T. viride Pers. ex Gray | | | | |
| Torulomyces lagena Delitsch | | | к | |
| Aspergillus clavatus Desmazieres | | | | |
| A. fumigatus Fresenius | пс | п | | |
| A. niger v. Tiegh. | | п | пс | |
| A. awamori Nakazawa | | | | |
| A. flavus Link | пс | с | | с |
| A. oryzae (Ahlb.) Cohn | | | | пс |
| A. wentii Wehmer | | | | |
| A. versicolor (Vuill.) Tiraboschi | п | ск | | |
| A. sydowi (Bain. et Sart.) Thom et Church | | | | |

| районы, почвы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Житомирско-Коростенский | | Чернигово-Новгород-Северский | Луцко-Ровенский | Тернопольско-Белоцерковский | Сумско-Миргородский |
| Луговая песчаная легкосуглинистая | Дерново-средне- и сильноподзолистая глеевая | Светло-серая оподзоленная | Чернозем оподзоленный | Темно-серая оподзоленная | Темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая |
| | | | | с | |
| | | | к | к | |
| | | | | с | |
| ск | | ск | | ск | ск |
| | | с | | | |
| | | | | с | |
| к | | | | к | к |
| с | | | с | ск | ск |
| | ск | к | | | к |
| | | к | | | |
| | | | с | | |
| пск | п | ск | п | пск | пс |
| | | с | | ск | пск |
| | | с | | | пс |
| | с | | | к | к |
| к | к | к | к | к | к |
| пс | пс | пс | пс | пс | пс |
| п | с | | | | |
| | | | с | | |
| пс | п | | п | пс | к |
| | пс | п | п | пск | |
| | | | | п | |
| п | с | ск | | пс | |
| | | | с | | п |
| | | с | | с | |
| | | с | | | |

| Вид гриба | Агропочвенные | | | |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| | Сарненский северо-западный | | | |
| | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Луговая песчаная средне-легкосуглинистая | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | Торфяники глубокие |
| A. ustus (Bain.) Thom et Church | | | | |
| A. terreus Thom | | | | |
| Paecilomyces marquandii (Massee) Hughes | пс | | п | |
| P. lilacinum (Thom) Samson | с | с | пс | п |
| P. farinosus (Dicks. ex Fr.) Brown et Smith | | | п | |
| Penicillium thomii Maire | | | | |
| P. frequentans Westling | | п | | |
| P. spinulosum Thom | | | | |
| P. lividum Westling | п | | | |
| P. multicolor G.— M. et P. | | п | с | |
| P. implicatum Biourge | | | | |
| P. decumbens Thom | | | | |
| P. fellutanum Biourge | | | | |
| P. roseo-purpureum Dierckx | | | | |
| P. citreo-viride Biourge | | с | | |
| P. restrictum Gilman et Abbott | пс | пс | пс | |
| P. adametzi Zaleski | | пс | с | |
| P. vinaceum Gilman et Abbott | | п | | |
| P. jenseni Zaleski | | | | |
| P. charlesii Smitt | | | | |
| P. velutinum van Beyma | с | | | |
| P. raistrickii Smith | | | | |
| P. megasporum Orpurt et Fennell | | п | | |
| P. janthinellum Biourge | | | п | пс |
| P. simplicissimum (Oudem.) Thom | | | пс | |
| P. ochro-chloron Biourge | с | | | |
| P. canescens Sopp | пс | с | пс | |
| P. nigricans (Bainier) Thom | | пс | | |
| P. kapuscinskii Zaleski | | | пс | |
| P. corylophilum Dierckx | п | | | |
| P. citrinum Thom | п | | | |
| P. steckii Zaleski | | | | |
| P. chrysogenum Thom | | | | |
| P. roqueforti Thom | | п | | |
| P brevi-compactum Dierckx | | | | п |
| P· stoloniferum Thom | | | п | |
| P paxilli Bainier | | | | |
| P camemberti Thom | | | | п |
| P. commune Thom | | | | |

| районы, почвы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Житомирско-Коростенский | | Чернигово-Новгород-Северский | Луцко-Ровенский | Тернопольско-Белоцерковский | Сумско-Миргородский |
| Луговая песчаная легкосуглинистая | Дерново-средне- и сильноподзоленная глеевая | Светло-серая оподзоленная | Чернозем оподзоленный | Темно-серая оподзоленная | Темно-серая слабооподзоленная; лесная суглинистая |
| | | | | с | |
| с | | | | пс | |
| п | | | п | п | |
| | | п | п | | |
| | | | | | п |
| | | с | | | |
| п | | пс | | пс | пс |
| п | | | | | |
| с | с | | | | |
| | | | с | | |
| | | | с | | |
| | | | | | с |
| п | с | пс | | | с |
| пс | п | п | | | пс |
| с | с | | | | |
| | | | с | | |
| | п | | | | |
| | | | с | | |
| пс | пс | пс | с | п | пс |
| | | | | п | п |
| | п | | | | |
| | | п | | п | |
| | | п | | | |
| | | | п | | |

| Вид гриба | Агропочвенные | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Сарненский северо-западный | | | |
| | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Луговая песчаная средне-легкосуглинистая | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | Торфяники глубокие |
| P. lanosum Westling | | | | |
| P verrucosum Dierckx var. verrucosum Samson, Stolk, Hadlok | | | | п |
| P. verrucosum Dierckx var. cyclopium (Westling) Samson, Stolk, Hadlok | пс | | п | |
| P. echinulatum Fasatiova | | | | |
| P. expansum Link ex S. P. Gray | | пск | | |
| P. griseofulvum Dierckx | с | | | |
| P. verrucosum Dierckx var. corymbiferum (Westling) Samson, Stolk, Hadlok | ск | | с | |
| P. granulatum Bainier | | | | |
| P. claviforme Bainier | | ск | | |
| P. clavigerum Demelius | | | | |
| P. funiculosum Thom | пс | с | пс | пс |
| P. verruculosum Peyronel | | | | |
| P. piceum Raper et Fennell | | | | |
| P. purpurogenum Stoll | ск | | | |
| P. rubrum Stoll | | | | с |
| P. aculeatum Raper et Fennell | | | | |
| P. variabile Sopp | | | пс | |
| P. rugulosum Thom | | | | |
| P. tardum Thom | с | | с | |
| P. diversum Raper er Fennell | | | | |
| P. diversum Raper et Fennell var. aureum Raper et Fennell | | | | |
| P. concavo-rugulosum Abe | | с | | |
| P. herquei Bainier et Sartory | | | | |
| P. olsoni Bainier et Sartory | | | | к |
| Aureobasidium pullulans (DeBary) Arnaud | | ск | | |
| Phialophora melinii (Nannf.) Conant | | | | |
| Gliomastix murorum (Corda) Hughes | | | | |
| Stachybotrys alternans Bon. | к | | | |
| Gonytrichum macrocladum (Sacc.) Hughes | | с | | |
| Codinae assamica (Agnihoth.) Hughes | к | к | к | к |
| Stilbum bulbicola (Henn.) Litvinov | | | | к |
| Dendrostilbella bonari Morris | | | | |
| Graphium tectone Booth | | | | |

районы, почвы

| Житомирско-Коростенский | | Чернигово-Новгород-Северский | Луцко-Ровенский | Тернопольско-Белоцерковский | Сумско-Миргородский |
|---|---|---|---|---|---|
| Луговая песчаная легкосуглинистая | Дерново-средне- и сильнооподзолистая глеевая | Светло-серая оподзоленная | Чернозем оподзоленный | Темно-серая оподзоленная | Темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая |
| п | | | с | | п |
| | п | пс | | | пс |
| с | с | | | с<br>п | |
| пк | | | | п | с |
| | | | | | п |
| пс | пс | пс | с<br>пс<br>ск | к<br>п | пс |
| | | | | с | пс |
| | | п | | | |
| | с | | | | |
| п | | с<br>пс | | | пск<br>пс<br>ск |
| | с | | к | | |
| | к | | | | |
| | | | | | к |
| к | ск<br>ск | к | к | с<br>к | пск<br>к |
| к | к | к | к | к | к |
| | | к | к | | |

| Вид гриба | Агропочвенные | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Сарненский северо-западный | | | |
| | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Луговая песчаная средне-легкосуглинистая | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | Торфяники глубокие |
| Myrothecium verrucaria (Abb. et Schw.) Ditm. ex Fr. | | | ск | |
| M. cinctum (Corda) Sacc. | | | | |
| M. roridum Tode ex Fr. | | | | к |
| M. gramineum Libert | | к | | |
| Colletotrichum dematium (Pers. ex Fr.) Grove | | | | |
| Pestalozzia hordei-destruens Denn. | с | | | |
| Fusarium avenaceum (Fr.) Sacc. | | | | |
| F. avenaceum (Fr.) Sacc. var. herbarum (Corda) Sacc. | | п | | с |
| F. avenaceum (Fr.) Sacc. var. anguioides (Sherb.) Bilai | | | | |
| F. semitectum Berk. et Rav. | | п | | с |
| F. gibbosum (App. et Wr.) Bilai | | ск | с | |
| F. gibbosum (App. et Wr.) Bilai var. acuminatum (El. et Ev.) Bilai | | | | |
| F. gibbosum (App. et Wr.) Bilai var. bullatum (Sherb.) Bilai | | пск | | |
| F. graminearum Schwabe | | | | с |
| F. lateritium Nees | | | | |
| F. sambucinum Fuckel | с | с | | |
| F. sambucinum Fuck. var. minus Wr. | | | | |
| F. trichothecioides Wr. | | с | | |
| F. culmorum (W. G. Sm.) Sacc. | | | ск | пск |
| F. sporotrichiella Bilai | | | | |
| F. sporotrichiella Bilai var. poae (Pk.) Wr. em. Bilai | | | | с |
| F. sporotrichiella Bilai var. tricinctum Corda | | с | | |
| F. oxysporum (Schlecht) Snyd. et Hans | ск | пск | ск | пск |
| F. oxysporum (Schlecht) Snyd. et Hans var. orthoceras (App. et Wr.) Bilai | пск | пск | пск | пск |
| F. moniliforme Sheld. var. lactis (Pir. et Rib.) Bilai | п | | | |
| F. javanicum Koord var. radicicola Wr. | | | | |
| F. solani (Mart.) App. et Wr. | пс | | | |

районы, почвы

| Житомирско-Коростенский | | Чернигово-Новгород-Северский | Луцко-Ровенский | Тернопольско-Белоцерковский | Сумско-Миргородский |
|---|---|---|---|---|---|
| Луговая песчаная легкосуглинистая | Дерново-средне- и сильноподзолистая глеевая | Светло-серая оподзоленная | Чернозем оподзоленный | Темно-серая оподзоленная | Темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая |
| ск | | с | | ск | п |
| | | | | к | |
| с | | | пск | п | с |
| пс | | | | с | с |
| | | п | | | п |
| ск | пс | ск | | | |
| | | | | п | |
| | | пс | | | |
| с | с | с | пк | пск | пс |
| с | | | ск | пс | |
| п | | ск | | пс | |
| ск | | | | | с |
| | с | | | | |
| | пс | с | | | |
| с | с | | | | с |
| с | | с | | | |
| ск | | с | ск | с | |
| | | | | с | |
| | | с | | ск | |
| с | | с | | | |
| ск | пк | пск | пск | пск | пск |
| пск | пск | пск | пск | пск | пск |
| | | пс | | | |
| с | | | | | пс |
| | | | с | пс | |

| Вид гриба | Агропочвенные | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Сарненский северо-западный | | | |
| | Перегнойно-карбонатная оподзоленная | Луговая песчаная средне-легкосуглинистая | Дерново-скрытоподзолистая песчаная | Торфяники глубокие |
| F. solani (Mart.) App. et Wr. var. coeruleum (Lib.) Sacc. | к | | пс | |
| F. redolens Wr. | с | | | |
| Cylindrocarpon destructans (Zins.) Scholten | | | | |
| C. candidum (Link) Wollenw. | | | | |
| Metarrhizium anisopliae (Metsch.) Sorokin | | | | |
| Mycelia sterilia (Dem.) | ск | ск | к | ск |
| M. sterilia (Mucedinaceae) | к | к | | |
| Rhizoctonia solani Kuhn | п | | | |
| Sclerotium rolfsii Sacc. | | | | к |
| S. bataticola Taubenh. | | к | | |
| Pyrenochaeta sp. | | | | |
| Phoma glomerata (Corda) Wr. et Hochap. | | | к | |
| Ph. glutamina | | к | | |
| Robillarda phragmitis Cunnell | | | | |
| Coniothyrium fuckelii Sacc. | | ск | пск | ск |

Неодинаковое количество видов грибов распределено и по горизонтам профиля почвы. Так, в светло-серой оподзоленной почве в перегнойно-эллювиальном слое отмечено 45 видов, с увеличением глубины количество видов грибов уменьшалось, однако и в иллювиальном слое их было 34. Установлено также, что некоторые грибы, например M. hiemalis, Z. moelleri, тяготеют к верхним горизонтам почвы, иные (Mortierella marburgiensis, Aspergillus parvulus и др.) чаще встречаются в более глубоких слоях (рис. 10).

В неокультуренных растительных сообществах, например, лиственных лесов с преобладанием дуба, отмечено следующее распределение численности видов грибов: на опавших листьях разных стадий минерализации — от опадения и до полного разрушения — 101 вид, валежнике — 93, в гумусовом слое, состоящем из сильноминерализованных растительных остатков,— 57, в перегнойно-эллювиальном слое почвы — 48.

О приуроченности разных видов грибов к определенным почвам и растительным сообществам различных эколого-географических зон находим в работах многих авторов (Курсанов, Шкляр, 1938; Bishby, 1943; Warcup, 1949, 1955в; Мишустин, Мирозоева, 1953; Романкова, 1959; Tresner et al., 1954; Ramakrishnan, 1955, Park, 1955; Nour, 1956; Nicholls, 1956; Hawker, 1957; Мишустин,

| районы, почвы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Житомирско-Коростенский | | Черниговo-Новгород-Северский | Луцко-Ровенский | Тернопольско-Белоцерковский | Сумско-Миргородский |
| Луговая песчаная легкосуглинистая | Дерново-средне- и сильноподзолистая глеевая | Светло-серая оподзоленная | Чернозем оподзоленный | Темно-серая оподзоленная | Темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая |
| | | п | | пс | п |
| | | | п | п | п |
| | | | | | п |
| | | | п | | |
| | | | | с | с |
| к | к | к | к | ск | пк |
| | | к | | | |
| | | | | к | |
| | | к | | к | |
| | | | к | к | к |
| | | | к | к | к |
| к | к | | | | |
| | | к | | с | |
| п | | пск | п | ск | ск |

Пушнинская, 1960; Литвинов, 1961, 1967, 1968; Hodges, 1962; Гребенюк, 1970, 1975, Московец, Шевчук, 1975; Кириленко, Артышкова, 1975; Лугаускас, Шляужене, 1975; Литвинов, Смирнова, 1975, 1976, а, б; Камышко и др., 1976; Singh, 1976, 1980; и др.).

Во всех исследованных почвах кроме видового состава грибов определяли частоту встречаемости отдельных видов [1]. На основании полученных данных, обнаруженные виды грибов по частоте встречаемости разделены на четыре класса: первый (А) составили виды, частота встречаемости которых в исследованных почвах не превышала 25 %, второй (Б) — виды с частотой встречаемости от 26 до 50 %, третий (В) — от 56 до 75 %, четвертый (Г) — от 76 до 100 %. Оказалось, что во всех исследованных почвах, в смывах с корней и подстилки и на их поверхности число видов с низкой частотой встречаемости (до 25 %) всегда была значительно больше, чем с высокой (рис. 11). Поэтому роль редких видов разных растительных сообществ не следует умалять, так как своей численностью они обогащают видовое разнообразие

[1] Частоту встречаемости видов (в %) определяли по уравнению $p = \frac{n \cdot 100}{N}$, где $n$ — количество образцов, в которых был обнаружен данный вид; $N$ — общее количество исследованных образцов.

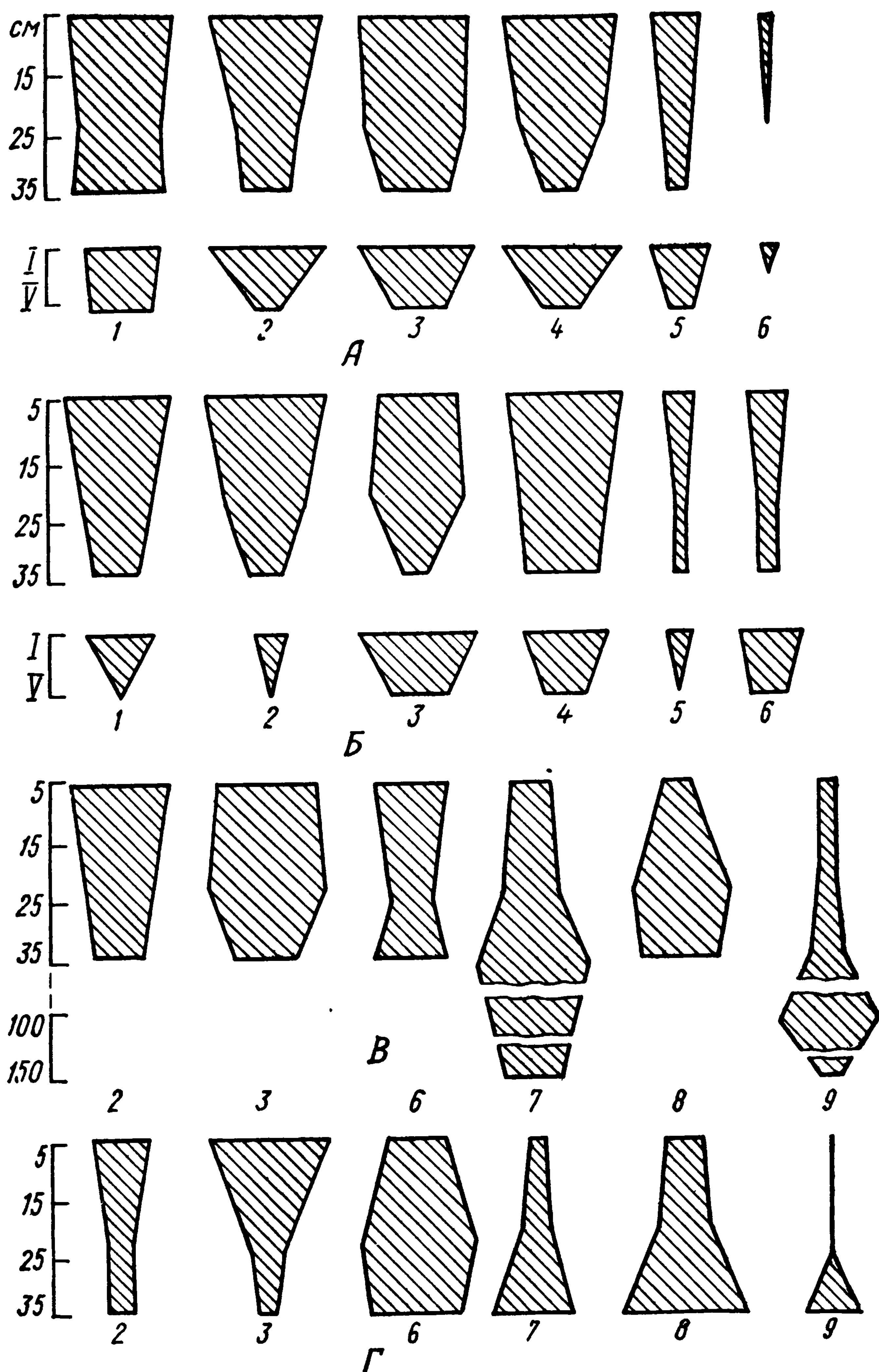



Рис. 10. Частота встречаемости некоторых видов грибов на разной глубине профиля почвы (см) и в почве, смытой с корней растений:

*I* — первый смыв с корней, *V* — пятый смыв; *А* — темно-серая оподзоленная почва, ризосфера ячменя, *Б* — дерново-среднеподзолистая супесчаная почва, ризосфера овса, *В* — почва березовых растительных сообществ, *Г* — почва дубовых растительных сообществ; *1* — Talaromyces flavus, *2* — Zygorhynchus moelleri, *3* — Trichoderma koningii, *4* — Fusarium oxysporum var. orthoceras, *5* — Mucor hiemalis, *6* — M angulisporus, *7* — Mortierella alpina, *8* — M. marburgiensis, *9* — Aspergillus parvulus.

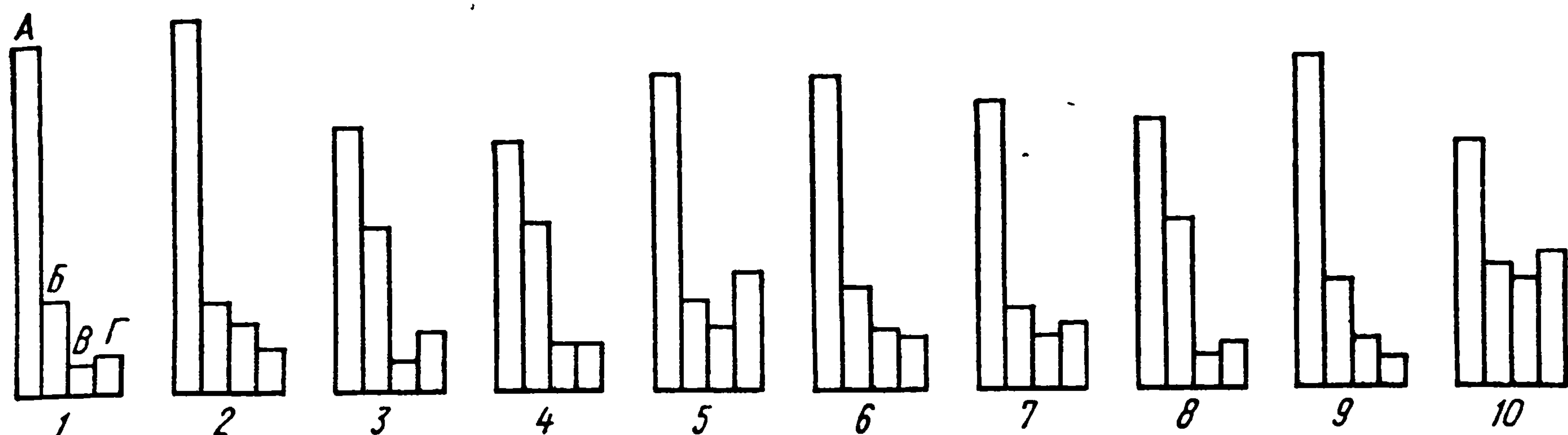



Рис. 11. Распределение видов грибов на классы (*А—Г*) по частоте встречаемости в разных почвах:

*1* — чернозем оподзоленный, *2* — торфяники глубокие, *3* — дерново-слабоподзолистая песчаная почва, *4* — луговая легкосуглинистая, *5* — дерново-среднеподзолистая глеевая, *6* — светло-серая оподзоленная, *7* — темно-серая оподзоленная, *8* — темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая, *9* — почва дубовых растительных сообществ, *10* — почва грабовых растительных сообществ.

структуры любых экологических ниш и в общей совокупности дают значительную биомассу. К таким видам в исследованных экологических нишах относятся Dendrostilbella prasinula, Staphylotrichum coccosporum, Trichocladium ucrainicum, Gonytrichum chlamidosporum, Stilbum bulbicola, Phialophora melinii, Melanconium atrum, Trichurus gorgonifer, Oedocephalum coprophilum, Myrothecium cinctum и многие другие.

Доминирующими видами, т. е. с высокой частотой встречаемости (от 50 до 100 %), которые, как известно, определяют облик сообщества, например, в дерново-среднеподзолистой глеевой почве Житомирской области оказались Zygorhynchus moelleri, Penicillium funiculosum, P. canescens, P. waksmani, Talaromyces flavus, Mucor ramannianus, M. hiemalis, Fusarium oxysporum var. orthoceras, Trichoderma koningii и T. aureoviride. В светло-серой оподзоленной почве Черниговской области — F. oxysporum var. orthoceras, M. hiemalis, Rhizopus arrhizus, Z. moelleri, Syncephalastrum racemosum, Actinomucor repens, T. aureoviride, Penicillium janthinellum и P. funiculosum. Такие виды грибов, как Z. moelleri, T. koningii, M. hiemalis и F. oxysporum var. orthoceras, имеют довольно высокий индекс доминирования во многих почвах Полесья и Лесостепи УССР (рис. 12).

Сопоставляя данные видового состава грибов исследованных нами почв, корней различных растений и подстилки, в районах Полесья и Лесостепи УССР было обнаружено существенное отличие по встречаемости в них отдельных видов. Различие видового состава грибов разных растительных сообществ определяли по формуле Жаккара. Коэффициент общности видов

$$K = \frac{a \cdot 100}{(b + c) - a},$$

где $a$ — число общих видов; $b$ — число видов в почве первого сообщества; $c$ — число видов в почве второго сообщества. Для

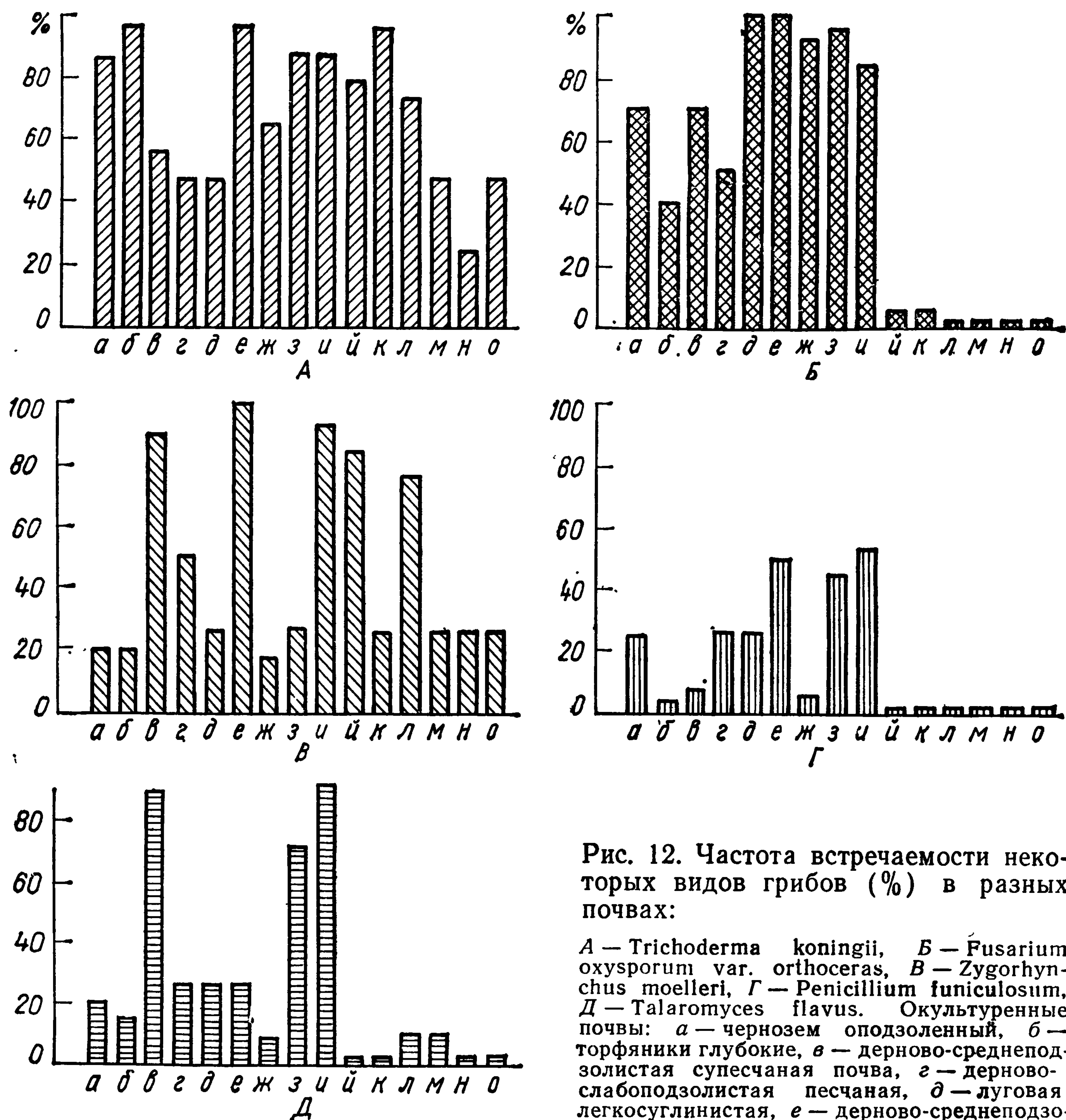



Рис. 12. Частота встречаемости некоторых видов грибов (%) в разных почвах:

*А* — Trichoderma koningii, *Б* — Fusarium oxysporum var. orthoceras, *В* — Zygorhynchus moelleri, *Г* — Penicillium funiculosum, *Д* — Talaromyces flavus. Окультуренные почвы: *а* — чернозем оподзоленный, *б* — торфяники глубокие, *в* — дерново-среднеподзолистая супесчаная почва, *г* — дерново-слабоподзолистая песчаная, *д* — луговая легкосуглинистая, *е* — дерново-среднеподзолистая глеевая, *ж* — светло-серая оподзоленная, *з* — темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая, *и* — темно-серая оподзоленная. Неокультуренные почвы, Киевская обл.: *й* — березовые растительные сообщества, *к* — дубовые, *л* — грабовые; Кировоградская обл.: *м* — ясеневые, *н* — дубовые, *о* — грабовые.

подсчета коэффициента общности использовали виды, частота встречаемости которых была не ниже 50 %. Результаты этих анализов представлены ниже:

| Образец | Коэффициент общности, % |
|---|---|
| Темно-серая слабооподзоленная почва, ризосфера ячменя | 84,1 |
| Темно-серая слабооподзоленная почва, ризосфера овса | |
| Чернозем оподзоленный, ризосфера ячменя | |
| Темно-серая слабооподзоленная легко суглинистая почва, ризосфера ячменя | 46,0 |
| Дерново-среднеподзолистая супесчаная почва, ризосфера овса | |

| | |
|---|---|
| Темно-серая слабооподзоленная лесная суглинистая почва, ризосфера ячменя | 68,6 |
| Темно-серая оподзоленная почва, глубина 5—10 см<br>То же, глубина 30—35 см | 62,2 |
| Темно-серая оподзоленная почва, глубина 5—10 см<br>То же, 1-й смыв с корней | 73,3 |
| Листья дуба свежеопавшие<br>Листья березы свежеопавшие | 62,0 |
| Листья дуба свежеопавшие<br>Листья дуба, пролежавшие в подстилке год | 38,8 |
| Листья дуба слабо минерализованные<br>Листья дуба сильно минерализованные | 49,6 |
| Листья граба слабо минерализованные<br>Листья граба сильно минерализованные | 39,2 |
| Листья дуба слабо минерализованные<br>Листья березы слабо минерализованные | 56,5 |
| Листья дуба сильно минерализованные<br>Листья березы сильно минерализованные | 58,8 |
| Листья дуба сильно минерализованные<br>Корни дуба | 42,3 |
| Листья граба слабо минерализованные<br>Корни граба | 38,0 |
| Листья дуба сильно минерализованные<br>Почва на глубине 5—10 см | 42,3 |
| Почва на глубине 5—10 см<br>Почва на глубине 30—35 см | 53,0 |

Как видно, наиболее низкий коэффициент общности видов оказался при сравнении видового состава грибов окультуренных почв под посевами ячменя и овса и неокультуренных почв лиственных лесов. Выявлены виды, индикаторные для почв лиственных лесных сообществ. К ним относятся Aspergillus parvulus, A. nutans, Penicillium daleae, P. frequentans, P. thomii, Cylindrocarpon destructans, C. didymum, C. olidum, Mortierella marburgiensis и M. alpina.

В структурный тип сообщества окультуренных почв под посевами ячменя и овса входят такие виды грибов, как Fusarium oxysporum, F. oxysporum var. orthoceras, F. solani, F. sambucinum, F. redolens, F. gibbosum, F. gibbosum var. acuminatum, F. avenaceum, F. culmorum, Penicillium funiculosum, Talaromyces flavus, Gliocladium roseum, G. varians и Diheterospora heterospora. Многие из этих грибов, в первую очередь представители рода Furasium, кроме почв часто и в большом количестве встречались на корнях растений. Вместе с тем виды Fusarium, обильно представленные в окультуренных почвах даже на участках, лишенных растительности, крайне редко изолировались из почв лиственных лесов. Однако некоторые виды этого рода (F. sporotrichiella var. poae, F. lateritium, F. heterosporum, F. sambucinum и др.) в лиственных растительных сообществах широко распространенными оказались на опавших листьях и валежнике. Аналогичные результаты были

получены и в отношении видов Cladosporium, Alternaria и других темноокрашенных гифомицетов, которые очень редко выделялись из почв лиственных лесов, но на опавших листьях и валежнике встречались постоянно. В окультуренных растительных сообществах виды Cladosporium и Alternaria очень обильно развивались на корнях растений и особенно на стерне послеуборочных остатков. Эти грибы выделялись в большем количестве из более глубоких слоев почвы по сравнению с верхними, куда они, по-видимому, попадали вместе с растительными остатками во время пахоты с оборотом пласта. В связи с этим можно предположить, что виды Cladosporium, Alternaria и некоторые виды Fusarium являются переходными формами между наземной растительностью и почвой. Необходимо также отметить, что окультуренные почвы под посевами ячменя и овса и неокультуренные почвы лиственных лесов населяет значительное число общих видов: Penicillium verrucosum var. cyclopium, P. lanosum, P. janthinellum, P. canescens, M. hiemalis, Absidia glauca, A. cylindrospora, Z. moelleri, Aspergillus niger, A. fumigatus, Acremonium strictum, Trichoderma koningii и т. п.

Выявлены также виды, предпочитающие корни злаковых культур (ячмень и овес): Periconia macrospinosa, Codina assamica, Geniculosporium serpens, Helminthosporium velutinum, Drechslera rostrata, D. turcica), корни лиственных пород: Paecilomyces elegans, Sporotrix schenckii, Monacrosporium psychrophilum, Penicillium diversum var. aureum, Cylindrocarpon destructans, C. didymum, C. olidum и т. п.

Грибная флора валежника характеризовалась такими видами, как Paecilomyces elegans, Helicosporium aureum, Gonytrichum caesium, Bactrodesmium abruptum, Echinobotryum atrum, Acremonium butyri, Leptodiscus terrestris, Stilbum cinnabarinum, Coryneum cunzei, видами Phoma, Sphaeronema, Pyrenochaeta.

Для видового состава грибов свежеопавших листьев свойственно наличие специфической флоры и в первую очередь развитие видов сумчатых и пикнидиальных грибов (Venturia, Gnomonia, Rhabdospora, Coniothyrium, Phoma), некоторых спородохиальных грибов (Dinemasporium gramineum), многих темно- и светлоокрашенных гифомицетов — Alternaria alternata, Cladosporium cladosporioides, Cl. sphaerospermum, Cl. herbarum, Cl. macrocarpum, Aureobasidium pullulans, Bispora atenata, Botrytis cinerea, Arthrobotrys arthrobotryoides, Trichoderma harzianum и т. п. По мере разрушения листьев видовой состав грибов на них меняется и вместо указанных выше видов поселяются Metarrhizium anisopliae, Myrothecium verrucaria, M. gramineum, Circinotrichum maculiforme, Acremonium strictum, Harposporium sicyoides, Dissoacremoniella silvatica, Trichoderma koningii и Aspergillu niger. На сильно минерализованных листьях значительно возрастает число видов, свойственных почвам: Penicillium frequentans, P. thomii, P. kapuscinskii, Mucor ramannianus, M. hiemalis, Absidia glauca, A. cylindrospora, A. lichtheimi, Mortierella isabelina, M. vinacea и M. al-

pina (коэффициент общности видового состава грибов указанных субстратов см. выше).

Сведения о количественном содержании и качественном составе грибов в почвах в течение вегетационного периода относительно немногочисленны и часто противоречивы (Martin et al., 1942; Miller et al., 1957; Brown, 1958; Pugh, 1958; Мишустин, Теплякова, 1958; Luppi-Mosca, 1962; Kubikova, 1963; Аксель, 1965; Hering, 1965; Кириленко, 1968; Gams, Domsch, 1969 a, b).

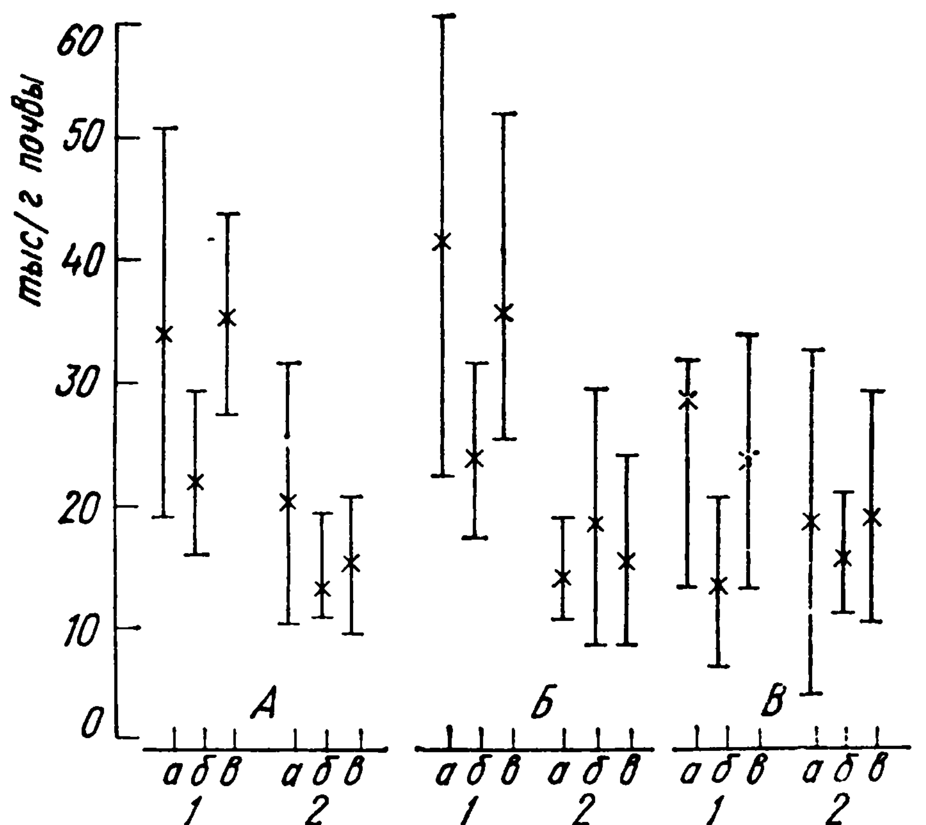



Рис. 13. Количество грибных зародышей (тыс/г почвы) в почвах березовых (*А*), дубовых (*Б*) и грабовых (*В*) растительных сообществ на глубинах 5—10 (*1*) и 30—35 см (*2*) в разные сроки вегетационного периода:

*а* — весна, *б* — лето, *в* — осень.

Данный вопрос изучался в окультуренных и неокультуренных почвах Полесья и Лесостепи УССР. В лесных растительных сообществах образцы отбирали в периоды набухания почек (март), распускания июньских побегов дуба (июнь) и после опада листьев (ноябрь); в окультуренных почвах, как было отмечено выше,— в фазах кущения, цветения зерновых культур и на послеуборочных остатках.

Оказалось, что в лиственных растительных сообществах численность грибных зародышей и качественный состав грибов в течение вегетационного периода значительно колеблются. Характер изменения их в разных растительных группировках (дубовые, березовые, грабовые), как правило, одинаков. Максимальная численность грибных зародышей отмечена весной и осенью. В летние месяцы количество их обычно уменьшается (рис. 13). Менее разнообразным в летние месяцы оказался и видовой состав грибов. Ранней весной (начало марта) из почвы Полесья и Лесостепи УССР выделялись Mucor mucedo и M. griseo-ochraceum, которые, по данным Н. А. Наумова (1954), широко распространены в северных районах. В летние и даже осенние месяцы эти виды грибов из исследованных почв не изолировались. Особенно обильными в ранневесенний период были Aureobasidium pullulans, Aspergillus parvulus, Mucor angulisporus и виды Mortierella, хотя последние являлись обычными представителями грибной флоры почв лиственных лесов в летние и осенние месяцы. О смене одних грибных сообществ другими на разлагающихся листьях с течением времени упоминалось выше.

В окультуренных почвах под посевами ячменя и овса, вегетационный период которых намного короче по сравнению с лиственными лесами (3—3,5 месяца), видовой состав грибов наиболее разнообразным оказался в период цветения растений. Вместе с тем

выявлена приуроченность отдельных видов грибов к разным фазам развития растений. Так, например, если в темно-серой оподзоленной почве Киевской области в фазе кущения в почве, смытой с корней овса, Z. moelleri составлял 1,03 % общего количества грибов, то в фазе восковой спелости зерна — лишь 0,18 %; в почве на глубине 5—10 см в первой фазе этот гриб составлял 1,50 %, во второй — 0,71, на глубине 30—35 см в фазе цветения Z. moelleri было отмечено 1,68 %, в фазе восковой спелости зерна — 0,77 %. Многие грибы, в том числе F. oxysporum, F. oxysporum var. orthoceras, Geniculosporium serpens, Periconia macrospinosa и др., часто изолировались во все фазы развития растений, однако P. macrospinosa менее обильно была представлена в фазе кущения, а G. serpens — на послеуборочных остатках; на корнях ячменя и овса некоторые грибы (A. alternata, Codinae assamica и Septonema secedens) встречались, начиная с фазы цветения растений и особенно в период восковой спелости зерна. Виды Cladosporium в массовом количестве развивались на послеуборочных остатках. Пикниды Coniothyrium fuckelii в большом количестве наблюдались на корнях растений в фазе цветения, затем в фазе восковой спелости зерна появлялись пикниды Pyrenochaeta fallax. Апотеции Tapesia sp. встречались на корнях только на послеуборочных остатках.

Анализ результатов исследований видового состава грибов разных растительных сообществ окультуренных и неокультуренных почв, их частоты встречаемости и плотности заселения образцов дал возможность выявленные виды грибов, исключая стенотипные виды Venturia, Gnomonia, Vuilleminia и др., по приуроченности к субстрату распределить на четыре группы. Некоторые виды, отнесенные нами в ту или иную группу, можно рассматривать как переходные.

К первой группе отнесены виды, приуроченные к какому-нибудь определенному растительному субстрату, т. е. виды, которые предпочитают развиваться только на опавших листьях, валежнике или корнях растений. Среди них можно отметить следующие: Gonytrichum caesium, Acremonium butyri, Bispora atenata, Harpographium fasciculata и Bactrodesmium abruptum, предпочитающие развиваться на валежнике лиственных пород; Hansfordia grisea, Paecilomyces farinosa, виды Dactilella, Monacrosporium и Selenophoma — на опавших листьях; Periconia macrospinosa, Codinae assamica, Geniculosporium serpens, Pyrenonochata fallax, Tapesia sp. — на корнях.

Во вторую группу входят виды, приуроченные к растительному субстрату, но с широкой амплитудой приспособления. Эти виды обычно развиваются на остатках травянистых растений, листьях, валежнике древесных пород, на корнях или в почве, прилегающей к корням, однако они почти отсутствуют в почве. Таких грибов очень много: Fusarium culmorum, F. graminearum, F. lateritium, F. gibbosum, F. gibbosum var. acuminatum, F. sambucinum, F. sambucinum var. minus, F. sambucinum var. trichothecioides, F. sporotrichiella var. sporotrichioides, F. sporotrichiella var. tricinctum, Pe-

nicillium granulatum, P. claviforme, P. clavigerum, P. roqueforti, P. diversum, Aspergillus repens, A. clavatus, Beauveria bassiana, Arthrobotrys arthrobotryoides, Curvularia geniculata, Ulocladium botrytis, Cladosporium herbarum, Cl. macrocarpum, Ochroconis constricta, O. tschawytchae, Helminthosporium velutinum, Drechslera turcica, D. sorokiniana, Gilmaniella humicola, Stachybotrys alternans и др.

Большое количество видов грибов относится к третьей группе, представители которой широко распространены как на растительных остатках, так и в почве. Среди них Fusarium solani, F. oxysporum, F. oxysporum var. orthoceras, Cylindrocarpon didymum, C. destructans, Penicillium verrucosum var. cyclopium, P. funiculosum, P. tardum, Aspergillus niger, A. flavus, A. fumigatus, Trichoderma koningii, T. aureoviride, T. viride, Aureobasidium pullulans, Humicola grisea, Cladosporium cladosporioides, Cl. sphaerospermum, Mucor plumbeus, Actinomucor repens, Circinella spinosa, Rhizopus nigricans, Rh. arrhizus, Chrysosporium pannorum, Ch. merdarium, Acremonium strictum, Metarrhizium anizopliae, Myrothecium verrucaria, Colletotrichum dematium, Coniothyrium fuckelii, Gymnoascus roseus, Chaetomium anahelicinum.

Представители четвертой группы — грибы, экологически приуроченные к почве,— Aspergillus parvulus, A. nutans, Penicillium restrictum, P. canescens, P. janthinellum, P. simplicissimum, P. chrysogenum, P. frequentans, P. vinaceum, P. velutinum, P. daleae, Zygorhynchus moelleri, Mortierella isabelina, M. marburgiensis, M. nana, Mucor hiemalis, M. ramannianus, M. angulisporus, Absidia glauca, A. cylindrospora и A. spinosa.

Таким образом, в результате сравнительного изучения микромицетов под посевами ячменя и овса и почв лиственных лесов установлено, что окультуривание почв оказывает существенное влияние на видовой состав грибов. Это, как уже отмечалось выше, проявляется в заметном уменьшении частоты встречаемости некоторых видов порядка Mucorales, родов Mortielella, Aspergillus и Cylindrocarpon. В то же время структурный комплекс микромицетов окультуренных почв под зерновыми характеризуется высокой численностью видов Fusarium, Gliocladium, появлением многих представителей темноцветных гифомицетов. Последнее можно подтвердить результатами исследования микофлоры почв разных сроков окультуривания, а именно под посевами овса на лесных вырубках (Гайсинский лесхоззаг, Винницкая обл.) и почвы, находящейся под сельскохозяйственными угодьями не более 30 лет (дерново-среднеподзолистая песчаная почва, Плесская опытная станция, Житомирская обл.). Оказалось, что в дерново-среднеподзолистой песчаной почве под посевами овса наряду с характерными для окультуренных почв видами Fusarium и Penicillium обычными обитателями были свойственные почвам лиственных лесов Mucor angulisporus и M. marburgiensis. Частота встречаемости P. vermiculatum в этой почве на глубине 5—10 см составляла 91,6 %, 20—25 см — 66,6, 30—35 см — 41,6 %. M. angulisporus на глубине

5—10 см было выявлено 33,3 %, 20—25 см — 25 %, 30—35 см — 41,0 %. M. marburgiensis на глубине 5—10 см было не больше 1,0 %, 20—25 см — 8,3, 30—35 см — 25 %. Вместе с тем на участках с 15-летними культурами дуба (Винницкая и Кировоградская обл.), на которых ранее возделывались сельскохозяйственные культуры, было отмечено до 25 % изолятов F. oxysporum var. orthoceras. В почвах лиственных лесов этот гриб практически отсутствует. Сравнительное исследование микромицетов почв разных растительных сообществ позволило также выявить приуроченность отдельных видов к субстрату, установить доминирующие и сопутствующие виды грибов в почвах, на корнях растений, опавших листьях и валежнике (см. выше).

Из исследованных окультуренных и неокультуренных почв с поверхности корней растений и подстилки выделено значительное число видов, не указанных ранее для флоры СССР, видов редких и новых для науки:

| Вид гриба | Встречаемость |
|---|---|
| Arthrobotrys oligospora | ск, рп |
| A. oviformis | рп |
| Arthrinium sphaerospermum | ск, к, п |
| Aspergillus parvulus Smith | п |
| A. nutans McLennan et Ducker | п |
| Bactrodesmium fasciculare (Corda) Masson et Hughes | в |
| Bispora pussila Sacc. | в |
| Byssochlamys nivea | в, ск, п |
| Chaetomidium subfimeti | к, л |
| Chaetomium anahelicinum | к, ск, п |
| Ch. perlucidum | в |
| Ch. longirostre (Farrow) Ames | л, в |
| Ch. seminudum Ames | к |
| Ch. merdarium | к, ск, п |
| Chalara cylindrosperma (Corda) Hughes | л |
| Chlorodium chlamydosporis van Beyma | сл |
| Chromelosporium ollare (Pers.) Hennebert | к |
| Chrysosporium pannorum | к, ск, в, п |
| Circinotrichum maculiforme Nees ex Persoon | рк |
| Codinae assamica | к |
| Cordana pauciseptata Preuss | к |
| Corynascella inaequalis (Pidopl., Kiril. et Zachar.) Kiril. | к |
| Cylindrocarpon olidum | п, ск |
| Cryptoderis melanostyla | л |
| Cunningamella echinulata | сл |
| Curvularia lunata | ск |
| Cylindrocolla urticae (Pers. ex Fr.) Bon. | сл, рп |
| Dactylella bembicodes Drechsler | л |
| D. minuta | к |
| D. corticola (Arn.) von Arx | л |
| Dactylium dendroides (Bull.) Fr. | л, к, в |
| Dendrostilbella bonari | к |
| Dendryphion nanum | ск, к |
| Dissoacremoniella silvatica Kiril. | л |
| Dinemasporium graminis Lev. | л |
| Echinobotryum atrum | к |
| Eidamella spinosa | к, ск |
| Gilmaniella humicola Barron | к |
| Gliomastix murorum (Corda) Hughes | к |
| G. murorum var. felina (Marchal) Hughes | к |
| Gonytrichum macrocladum | к, ск |
| G. chlamydosporum Barron et Bhatt. | рп |
| G. caesium Nees ex Pers. | в |
| Gymnoascus zuffianus Morini | к |
| Haplographium fuscipes | в |
| Hansfordia grisella (Sacc.) Hughes | рп |
| Harposporium sicyoides | л, в, сл, св |
| Helicospotium aureum (Corda) Linder | в |
| Leptographium engelmanii Davidson | в |

| Вид гриба | Встречаемость | Вид гриба | Встречаемость |
|---|---|---|---|
| Mammaria echinobotryoides | п, ск, рк | Phaeoisaria bambucae von Hohnel | в |
| Melanconium atrum | к | Phialophora melinii (Nannf.) Conant | к |
| Microascus cinereus | к | Polyscytallum pustulans | л |
| Monacrosporium psychrophilum (Drechsler) Cooke et Dikinson | л, в | Preussia funiculata | к |
| | | Rhizopus microsporus | п, ск |
| Mucor griseo-cyanus | ск | Rh. oryzae | ск |
| M. circinelloides | ск | Rh. cohni | ск |
| Myrothecium cinctum | к | Robillarda phragmitis | с, ск |
| Oedocephalum coprophilum | л, ск | Pseudodiscosia sp. | л |
| Oidiodendron echinulatum | ск | Scopulariopsis brumptii | ск |
| O. truncatum | ск | Sporotrichum praticola | п |
| Ochroconis constricta | к, ск | Sporoschisma juvenile Boudier | в |
| Paecilomyces elegans (Corda) Mason et Hughes | в, рп | Sporotrix schenckii Hektoen et Perkins | к, в |
| Pidoplitchkoviella terricola Kiril. | п | Stachybortys cilindrospora | п |
| Penicillium diversum | п, ск | Sympodiella acicola Kendrick | в |
| P. olsoni | к | | |
| P. pinetorum Christensen et Backus | п | Thielavia microspora | ск, п |
| | | Wardomyces inflatus | л, сл, ск |
| P. concavo-rugulosum Abe | п, ск | Westerdykella multispora | к |

Примечание: п — почва, к — корни, л — лист, в — валежник, ск — смывы с корне , сл — смывы с листьев, св — смывы с валежника, рп — разрушенная подстилка.

Описание некоторых из этих видов приведено в работах Т. С. Кириленко (1967, 1970, 1972, 1974, 1975б, в, 1977б, в, 1978).

Значение грибов, обитающих в почве, несомненно, велико. Они оказывают существенное воздействие на структуру почвы, произрастающие растения (Билай, 1952, 1955; Мирчинк, 1956, 1957; Красильников, 1957; Гомоляко, 1957, 1958; Підоплічко та ін., 1960, 1963; Мирчинк и др., 1962; Московец, 1968; Мирчинк, Бондаревская, 1970; Надкреничный, 1975; Гюсян, 1975; Smith, 1977).

Мы изучили влияние 182 культур грибов, относящихся к разным систематическим группам, выделенных с поверхности корней растений и почвы ризосферы, на прорастание семян и рост проростков ячменя и овса. Оказалось, что среди грибов, обитающих в зоне корневой системы, преобладают виды, метаболиты которых оказывают на растения в лабораторных условиях слабое влияние. Сравнительно небольшое число видов грибов стимулировало прорастание семян и рост проростков; ряд грибов угнетал растения (Кириленко, 1966, 1973; Пидопличко, Кириленко, 1968).

При внесении грибов вместе с семенами в почву в полевых условиях (темно-серая оподзоленная почва, окрестности Киева) приживались в основном виды, метаболиты которых оказывают на растения угнетающее или органотропное действие (Zygorhynchus moelleri, Mucor circinelloides, Penicillium purpurogenum, Aspergil-

lus versicolor и др.). В связи с этим можно предположить, что токсины способствуют повышению адаптации грибов к неблагоприятным условиям и в первую очередь способности противостоять сложившейся в почве группировке организмов.

Среди грибов, которые оказывают на растения угнетающее или органотропное действие, в почвах Полесья и Лесостепи УССР наиболее распространенным оказался Z. moelleri. Интересно отметить, что на участках, где плотность заселения почвы этим грибом доходила до 70 % и выше, посевы зерновых обычно были изреженные и низкорослые. Поэтому массовое заселение почвы Z. moelleri может быть индикатором плохих условий для развития ячменя и овса. Частота встречаемости и плотность заселения исследованных почв M. circinelloides были незначительны, поэтому заметного ущерба растениям в полевых условиях он не приносит. Однако в теплицах условия для развития этого гриба часто бывают благоприятны, о чем свидетельствует его массовое развитие. Вместе с тем мы неоднократно устанавливали наличие прямой связи между угнетением и даже гибелью рассады в теплицах и обильным развитием в почве и на корнях растений M. circinelloides. Отсюда следует, что обильное развитие его свидетельствует о плохих условиях роста растений в теплицах.

Многолетние систематические исследования микромицетов почв дали возможность установить, что Harposporium sicyoides в районах Полесья и Лесостепи УССР является одним из наиболее четких индикаторов обильного заселения почвы и растительных остатков нематодами.

## МИКРОМИЦЕТЫ ПОЧВ РИСОВЫХ ПОЛЕЙ

Несмотря на то что рис является одной из важнейших и древнейших сельскохозяйственных культур на земле и изучению общей микробиологии почв, возделываемых под рисом, уделялось значительное внимание, работы, посвященные изучению грибов в этих почвах, очень немногочисленны. Специальные микологические исследования почв рисовых полей на территории Советского Союза вообще не проводились.

Особенности агротехники риса — затопление почвы на длительный срок — обусловливают своеобразие водного, воздушного и теплового режимов в почве, что в свою очередь изменяет условия жизнедеятельности микроорганизмов. Изменения, происходящие в почве рисовых полей после затопления, включают две последовательные фазы: сразу после затопления происходит потребление $O_2$ и восстановление $NO^{+1}$, $Mn^{+3}$ и $Fe^{+3}$; во вторую фазу образуются сульфиды, развивается водородное и метановое брожение (Tanai, 1963). В соответствии с этими фазами, по данным ряда микробиологов, происходит смена аэробных и анаэробных групп микроорганизмов. Количество аэробных форм в затопленной почве обычно высокое, особенно в верхнем горизонте, где отмечается

максимальная активность процессов распада клетчатки и протеолиза (Мишустин и др., 1967).

По данным некоторых авторов, в почве преобладают аэробы и факультативные анаэробы (Востров, Долгих, 1972). Многие исследователи (Mac Rae, 1964; Taha, 1967; Мишустин, 1967; Востров, Долгих, 1970; и др.) высказывают мнение, что аэробная микрофлора играет не меньшую роль, чем анаэробная, в затопленной почве, куда постоянно вместе с водой поступает и кислород. Кроме того, насыщению почвы кислородом способствуют особенности корневой системы риса, для которой характерно наличие аэронхимы, благодаря чему корни риса постоянно снабжаются кислородом воздуха и растение может произрастать при затоплении.

Наличие грибов в почвах рисовых полей как в период затопления, так и перед и после него, отмечается всеми исследователями, изучавшими микрофлору почв под посевами риса. Все авторы отмечают также, что количество грибных зародышей в 1 г сухой почвы всегда намного меньше, чем бактерий.

По данным Raghu (1960), общее число грибов в почве мало изменяется за период затопления полей (Востров, Долгих, 1970). В почвах рисовых полей соблюдается общая для всяких почв закономерность — уменьшение количества грибов с глубиной почвенного горизонта (Хуан Луи Цан, 1959, Цао Чтенбаи и др., 1959; Wenkatesan, 1965; Шанова, 1972; Montemartini, Licia, 1977). Исследования показали, что грибы встречаются в почве во все фазы вегетации риса, с заметным снижением их численности к середине вегетации (Takai, 1952; Райкова-Войнова, 1956; Wenkatesan, 1965). Чень Цзы-ин (1963) и Das (1964) установили, что грибы в большем количестве встречаются на старых корнях, а на молодых преобладают бактерии. Некоторые исследователи отмечают стимулирующее влияние грибов рода Fusarium на рост корней риса (Venkata, 1959).

Особо следует остановиться на работе Dutta и Ghosha (1965 г.), посвященной непосредственно изучению микофлоры почв рисовых полей в Индии (штат Орисса). Авторы выделили и идентифицировали 165 грибов, распределявшихся в систематическом отношении следующим образом: Phycomycetes — 17 видов из 11 родов (10,3 %), Ascomycetes — 20 видов из 9 родов (12,1 %), Fungi imperfecti — 128 видов из 34 родов (77,6 %). Таким образом, в исследованных почвах были представлены все систематические группы грибов, за исключением базидиомицетов, отсутствие которых авторы объясняют несовершенством методов выделения. Для изоляции грибов они применяли посев методом разведения на агаровую среду с добавлением стрептомицина, на агаровую среду без источника углерода с добавлением аминокислот и стеблей риса, а также методом приманок в стерильной воде с прокипяченными семенами конопли. Подавляющее большинство видов (более 80 %) было изолировано на стрептомициновом агаре. Менее половины видов (чаще сумчатые грибы) выделялось на агар с аминокислотами и стеблями риса.

Исследованные почвы затоплялись с июля по декабрь и с января по май. Авторы выделяют 20 доминантных видов, которые изолировались более чем на 50 % изученных образцов, среди них 6 — Aspergillus, 5 — Penicillium, Trichoderma viride, Rhizopus arrhizus, Curvularia lunata, Neocosmospora vasinfecta, Talaromyces luteus T. stipitatus и Thielavia terricola. Они считают, что во вспаханной почве до затопления условия температуры и влажности более или менее благоприятны для роста грибов; в то время, когда почва лишь покрыта водой (грязь) и до обильного залива, грибы страдают от анаэробных условий. В течение периода активного роста риса развивается много грибов, после высыхания воды и уборки культуры создаются благоприятные условия влажности для их роста.

Хотя доминантные грибы почти постоянно присутствуют в почве в течение года, некоторые из них специфичны для определенной стадии. Одни виды предпочитают период затопления — Achlya sp., Allomyces sp., Aspergillus niveus, Cladosporium herbarum, .Fusarium caeruleum, Geotrichum candidum, Gliocladium deliquescens, Humicola grisea, Trichoderma viride, Penicillium rugulosum, P. decumbens, P. lilacinum, P. purpurogenum и др. Другие (Aspergillus flavus, A. awamori, Penicillium daleae, P. janthinellum и др.) — сухие условия. Грибы, отмеченные во время затопления, продолжают расти и в незатопленной почве благодаря их большей приспособленности. В специфике грибной флоры решающую роль, по мнению Dutta и Ghosha, играет возделываемая культура, а не тип и степень плодородия почвы.

Исследования микофлоры почв рисовых полей, проведенные на территории Советского Союза, содержат очень немногочисленные сведения о грибах. Ряд авторов указывает на наличие в этих почвах представителей родов Penicillium, Mucor, Alternaria, Aspergillus, Fusarium, Rhizopus (Востров, Долгих, 1970; Семенова, 1963). В почвах Краснодарского края И. С. Востров и Ю. Р. Долгих отмечают также обилие грибов из родов Cephalosporium и Cladosporium.

Некоторые исследователи (Елкина, 1938; Сорокина, 1940; Чулаков, 1957) считают, что общая численность аэробных микроорганизмов обычно высока до затопления. С подачей воды на рисовые чеки она значительно сокращается. Но с течением времени, по мере роста и развития растений риса, количество аэробных организмов возрастает и идет на убыль при его созревании. Количество микроорганизмов на корнях риса выше, чем на корнях суходольных растений, оно изменяется в зависимости от фаз роста растения, агротехнического фона и почвенных условий (Чень Цзы-ин, 1963). Автор указывает, что наибольшее количество микроорганизмов в ризосфере риса содержится в период от фазы кущения до фазы созревания.

Бурное развитие микрофлоры при вегетации риса после депрессии в первый период затопления объясняется рядом авторов ажирующей способностью самого риса (Елкина, 1938; Машковцев,

1934), поскольку известно, что как стебель, так и корневая система риса, имеют хорошо развитые аэренхимные ткани.

Микрофлора корневой системы риса была довольно подробно изучена В. И. Семеновой (1963), которая проводила исследования на засоленных почвах Центральной Ферганы. Из ее данных видно, что корневая система риса отбирает определенные группы микроорганизмов. В зоне корня концентрируются различные бактерии, азотобактер, грибы. Последние развиваются слабо, часто встречаются Penicillium, Aspergillus, реже грибы из родов Mucor, Alternaria, Rhizopus и др.

Таким образом, сведения, имеющиеся в зарубежной литературе относительно грибов в почвах под посевами риса, немногочисленны и касаются в основном районов, далеких по географическому местоположению, климатическим и почвенным условиям (Индия, Китай) от изучаемых нами рисосеющих районов Украины. Кроме того, на Украине рис выращивается в севообороте обычно не более двух лет подряд в отличие от монокультуры риса, практикующейся в основных рисосеющих районах мира, где рисовые поля затопляются 9—10 месяцев в году, что коренным образом отличает условия формирования, специфику микофлоры рисовых полей, исследованных нами.

Материалы, приведенные в отечественной литературе о грибах в почвах рисовых полей, очень скудны и ограничиваются в основном сведениями о количестве грибов в почве и наиболее часто встречающихся родах. Данных о грибах в почве рисовых полей на Украине в литературе нет.

Основное количество образцов было отобрано перед затоплением полей водой (в апреле—мае) и после спуска воды с чеков (в сентябре—октябре), исследовались также образцы, отобранные в июне—августе. Образцы почвы отбирали на глубине 3—5, 10—15 и 30—35 см под разными предшественниками: рис от одного до четырёх лет выращивания, люцерна, пшеница.

Исследовано 287 образцов, изолировано около 2 тыс. культур. Выделение грибов проводили методом серийных разведений на кислом сусло-агаре, нейтральном сусло-агаре с антибиотиками, в отдельных случаях на минеральной среде Чапека. Для выявления грибов, связанных с водными условиями обитания, из всех отобранных образцов проводили выделение в стерильной воде с отваренными семенами конопли (метод приманок).

Культуры грибов, изолированные из исследованных почв рисовых полей, отнесены к 148 видам и 14 формам грибов из 64 родов. В систематическом отношении выделенные грибы распределяются следующим образом: Zygomycetes — 10 % (16 видов и 1 форма из 9 родов), Ascomycetes — 5,4 % (9 видов из 4 родов), Basidiomycetes — 0,6 % (1 вид), Fungi imperfecti — 84 % (122 вида и 13 форм из 50 родов).

Ниже приводится систематический список 162 грибов, выделенных из почв рисовых полей Одесской, Херсонской и Крымской областей.

**Класс Zygomycetes**

Achlya sp.
Saprolegnia ferax (Gruith) Thuret.
Actinomucor repens (Eidam) Benj. et Hesseltin
Absidia butleri Lendn.
A. coerulea Bain.
A. glauca Hagem
A. spinosa Lendner
Cunninghamella echinulata (Thaxter) Thaxter
Mortierella alpina Peyronel
M. alpina Peyronel f. stylosporispedismacros Chalab.
M. polycephala Coemans
Mucor hiemalis Wehmer
M. ramossissimus Samutsevitsch
M. plumbeus Bon.
Rhizopus oryzae Went et Prin. Geerligs
Rh. nigricans Ehrenb.
Syncephalastrum racemosum (Cohn) Schroeter

**Класс Ascomycetes**

Chaetomium circinatum Chivers
Ch. microcephalum Ames
Ch. succineum Ames
Ch. trigonosporum (Marchal) Chivers
Eupenicillium crustaceum Ludwig
Talaromyces luteus (Sacc.) Stolk et Samson
T. trachyspermus (Schear) Stolk et Samson
T. flavus (Klocker) Stolk et Samson
Melanospora zobelii Corda var. minor Pidopl.
Sporormia minima Auesw.

**Класс Basidiomycetes**

Tilletopsis minor

**Класс Deuteromycetes**
Порядок Hyphales

Acremonium blochii (Mats.) W. Gams
A. breve (Sukap et Thirum.) W. Gams
A. persicinum (Nic.) W. Gams
A. strictum W. Gams
A. terricola (Mill. et al.) W. Gams
A. zonatum (Saw.) W. Gams
Aspergillus amstelodamii (Mang.) Thom
A. alliaceus Thom
A. carneus (V. Tiegh.) Blochw.
A. clavato-nanica Batista
A. flavus Link
A. fumigatus Fres
A. niger Tiegh.
A. repens (Corda) de Bary
A. ruber Thom et Church
A. terreus Thom
A. terricola March.
A. thomii Smith
A. wentii Wehm.
Cephalosporiopsis imperfecta Guill.
Cephalodiplorium sp.
Cylindrocarpon sp.
Dactylella ellipsospora Dresch.
Fusarium carneolum Sacc.
Geotrichum candidum Link
Gliocladium radicicola Pidopl.
Gl. roseum (Link) Thom
Gl. zaleskii Pidopl.
Harposporium sp.
Helicodendron sp.
Monilia fimicola Coost. et Matr.
Niesslia excilis (Abb. ex Schw.) Wint.
Paecilomyces fusisporus Saks.
P. marquandii (Massee) Hughes
Penicillium adametzioides Abe
P. caseicolum Bainier
P. chrysogenum Thom
P. claviforme Bainier
P. corylophilum Dierckx
P. cremeo-griseum Chalabuda
P. verrucosum Dierx. var. cyclopium (Westling) Samson, Stolk, Hadlok
P. decumbens Thom
P. digitatum (Fr.) Sacc.
P. estinogenum Komatu et Abe
P. fellutanum Biourge
P. fellutanum v. nigro-castaneus Abe
P. funiculosum Thom
P. granulatum Bainier
P. griseo-purpureum Smith.
P. janthinellum Biourge
P. oxalicum Currie et Thom
P. paraherguei Abe
P. purpurogenum Stoll
P. roseo-purpureum Dierckx
P. rubrum Stoll
P. rugulosum Thom
P. taxi Schneider
P. griseofulvum Dierckx
P. vermiculatum (см. Ascomycetes)
Penicillium sp. (сек. Monoverticillata)
Scopulariopsis flava Sopp. Mort. et Smith.
Sporotrichium roseum Link
Trichoderma lignorum (Tode) Harz
Tr. koningii Oudem.
Trichothecium roseum Link
Verticillium album (Preuss) Pidopl.
V. tenerum (Nees ex Pers.) Link
Acremoniella fusca Sacc.
Acrophialophora sp.
Alternaria alternata (Nees ex Gray) Hughes
Arthrinium sporophleum Kunze
Cladosporium atroseptum Pidopl. et Deniak.

Cl. herbarum (Pers.) Link et Gray
Cl. Potebnie Pidopl. et Deniak
Cl. resinae (Lind) de Vries
Cl. sphaerospermum Penz
Cl. cladosporioides (Fresen.) de Vries
Dictiosporium oblongum (Fuck.) Hughes
Doratomyces microsporus (Sacc.) Morton et Smith
Doratomyces stemonitis (Pers. ex Fr.) Morton et Smith
Gilmaniella sp.
Gliomastix sp.
Humicola sp.
Humicola fusco-atra Traaen
Humicola grisea Traaen
Leptographium sp.
Metarrhizium sp.
Peyronellaea sp.
Phyalophora sp.
Phyalophora fascigiata Lagerb
Scolecobasidium constrictum Abbett.
Scopulariopsis brumptii Salvanet
S. oudemansii Vuillemin
S. sphaerospora Lach.
Scytalidium lignicola Pesante
Stachybotris alternans Bonord
Stemphylium ilicis Tengwall
Wardomyces inflatus (Marchal) Hennebert

Порядок Coremiales

Isaria brachiata (Batsch) Schum.

Порядок Acervulales

Myrothecium roridum Tode et Fries
Fusarium avenaceum (Fr.) Sacc.
F. culmorum (Sm.) Sacc.
F. gibbosum App. et Wr. emend. Bilai
F. gibbosum App. et Wr. emend. Bilai var. acuminatus (El. et Ev) Bilai
F. graminearum Schwabe
F. oxysporum Schlecht. emend. Snyd. et Haus
F. oxysporium Schlecht emend. Snyd. et Haus. var. orthoceras (App. et Wr.) Bilai
F. javanicum Koorda
F. javanicum Koord var. radicicola Wr.
F. merismoides Corda
F. moniliforme Sheld.
F. moniliforme Sheld. var. lactis (Pir. et Rib.) Bilai
F. moniliforme Sheld. var. subglutinans Wr. et Rg.
F. sambucinum Fuck.
F. sambucinum Fuck. var. minus Wr.
F. sambucinum Fuck. var. ossicolum (Berk. et Curt.) Bilai
F. semitectum Berk. et Rav.
F. solani (Mart.) App. et Wr.
F. redolens Wr.
F. sporotrichiella Bilai
F. sporotrichiella Bilai var. sporotrichioides (Sherb) Bilai
F. sporotrichiella Bilai var. poae (Pk.) Bilai

Порядок Pycnidiales

Coniothyrium fuckeli Sacc.
Phoma glomerata (Corda) Wz.
Phoma sp.
Diplodina sp.

Порядок Mycelia sterilia

Hypha sp.
Sclerotium bataticola Taubenh

Количество грибных зародышей в исследованных почвах значительно колебалось в зависимости от глубины и сроков отбора почвенных образцов, предшественников и других факторов в пределах от нескольких сотен до сотен тысяч в пересчете на 1 г сухой почвы. Отмечена общая для всех почв закономерность уменьшения количества грибных зародышей с увеличением глубины почвенного горизонта. Особенно заметно снижение численности грибов на глубине 30—35 см на рисовых чеках, где она колебалась от 0 до 5—6 (9) тыс. на 1 г сухой почвы. После замены риса в севообороте пшеницей или люцерной количество грибных зародышей на этой глубине обычно возрастало в 2—3 раза и колебалось от 4,8 до 41 тыс. на 1 г сухой почвы. Наибольшее количество грибов в почвах под рисом обитает в верхнем слое почвы на глубине до 5 см, где содержание грибных зачатков колебалось от 1,9 до 43,6 тыс. на 1 г сухой почвы. В слое грязи, находящемся непосредственно под слоем воды, количество их зачатков было также

значительным и составляло 2—18 тыс. На участках, где рис в севообороте сменен люцерной, содержание грибов колебалось в пределах 10,9—220 тыс.

На глубине 10—15 см численность грибов в почве была высокой, достигая на рисовых чеках 1,2—22,5 тыс. и под люцерной 4,5—204,8 тыс. на 1 г сухой почвы. Содержание грибов в ризосферной почве было больше по сравнению с таковым в междурядьях. Общее количество грибов в исследованных почвах уменьшалось в осенний период. Грибы находятся также в воде, покрывающей рисовые чеки, в количестве 3—12 зародышей в 1 мл.

Наиболее распространенными в исследованных почвах являются несовершенные гифальные грибы. На первом месте по частоте встречаемости среди гифомицетов стоят представители рода Penicillium, которые выделялись наиболее часто весной: в Одесской области из 70 %, в Крымской — из 56 % образцов; осенью соответственно из 63 и 45 %. В 62 % исследованных образцов количество изолятов рода Penicillium превышало 30 % общего числа грибов и лишь в 13 % исследованных образцов они составляли более 50 %. Наиболее часто встречались Penicillium funiculosum, P. rugulosum, P. chrysogenum, P. vermiculatum, P. luteum, P. decumbens, P. steckii и некоторые другие.

Род Trichoderma, представленный в исследованных почвах почти исключительно T. lignorum, выделялся из 40—62 % образцов весной и 33—35 % образцов в осеннее время, составляя во многих случаях более 30 % всех изолятов.

Менее распространены в этих почвах грибы рода Aspergillus, обычно обильно выделяющиеся из почв южных районов Украины (Московец и др., 1971а, б), хотя видовой состав их довольно разнообразен. Чаще выделялись A. niger, A. flavus, A. wentii, A. terreus и A. fumigatus.

Значительную долю всех изолятов составляли представители других родов семейства Mycedinaceae: Acremonium, Gliocladium, Fusarium, Harposporium и др.

Темноцветные гифомицеты чаще изолировались из более глубоких горизонтов пахотного слоя и содержание их там по сравнению с другими группами грибов было выше. Грибы семейства Dematiaceae содержались в 44—45 % образцов, отобранных в разные сроки в различных пунктах района исследования. Чаще всего выделялись Alternaria alternata, Cladosporium sphaerospermum, Cl. cladosporioides, Doratomyces microsporus, Humicola fuscoatra, Stachybotris atra.

Наиболее широко распространенными в исследованных почвах после гифальных несовершенных грибов являются мукоральные грибы, выделявшиеся в весеннее время из 55—86 % образцов; осенью процент их снижался до 41—55, причем более чем в половине образцов содержание мукоральных грибов перевышало 30 % всех изолятов, а в ряде случаев они составляли 50—100 %. Весной часто выделялись Mortierella alpina, Absidia coerulea, A. spinosa, Mucor hiemalis, Rhizopus nigricans, Syncephalastrum

racemosum; осенью мукоральные грибы были представлены преимущественно видом Mortierella alpina.

Многочисленными в исследованных почвах являются несовершенные грибы порядка Acervulales, представленные почти исключительно видами Fusarium. Последние были обнаружены в 40—50 % образцов, чаще и обильнее они встречались в верхних горизонтах пахотного слоя. Наиболее обычным видом, выделявшимся повсеместно, является Fusarium oxysporum var. orthoceras, часто изолировались Fusarium gibbosum, F. oxysporum F. moniliforme var. subglutinans, F. sambucinum, F. merismoides, F. solani var. argillaceum. Из исследованных почв выделялись сумчатые грибы, особенно часто виды, относящиеся к роду Chaetomicum, а также Melanospora zobelii. Наиболее полно грибы рода Chaetomium удается обнаружить при посеве на фильтровальную бумагу.

В воде рисовых чеков обнаружены обычные представители почвенной флоры: Penicillium funiculosum, P. rugulosum, P. vermiculatum, Harposporium sp., Aspergillus niger, Mucor hiemalis, Rhizopus nigricans, Mortierella alpina, Mucor ramossisimus, Alternaria alternata, Cladosporium sphaerospermum, Fusarium oxysporium var. orthoceras, F. graminearum, F. semitectum, F. gibbosum, v. acuminatum, F. merimoides, F. sambucinum, F. heterosporum и Gliocladium roseum. Часто из воды выделялся Harposporium sp. Представители рода Harposporium обычно паразитируют на нематодах.

Почва рисовых полей, как и любая почва, является средой обитания и сохранения многих грибов, которые, как это известно из литературы, при неблагоприятных условиях выращивания растений или хранения сельскохозяйственной продукции могут наносить значительный ущерб сельскому хозяйству, вызывая болезни растений или токсикацию продуктов питания и кормов для животных. Это преимущественно представители родов Fusarium, Cladosporium, Alternaria, Penicillium, Aspergillus, Stachybotrys, Rhizopus и др. Причиной появления темного и щуплого зерна риса в районе исследования являются грибы Alternaria alternata, виды родов Cladosporium и Fusarium. Ряд грибов может вызывать заболевания человека, животных, насекомых, нематод. Это в основном представители родов Aspergillus, Penicillium, Isaria, Harposporium и др.

Доминируют в исследованных почвах Penicillium funiculosum, P. rugulosum, P. chrysogenum, Trichoderma viride, Fusarium oxysporum var. orthoceras, Alternaria alternata, Cladosporium sphaerospermum, Mortierella alpina, Fusidium carneolum, Gliocladium roseum, Niesslia excilistum, Acr. strictum и Acr. breve. Эти грибы часто выделялись из почвы весной и осенью в разных пунктах района исследования, а также из грязи и воды, затопляющей рисовые чеки. Весной повсеместно были распространены также Absidia coerylea, A. spinosa, Mycor hicutalis, Rhizopus nigricans, из влажной почвы и воды обильно выделялся Harposporium sp.

На формирование флоры почв рисовых полей кроме влажности значительное влияние оказывает, очевидно, и само растение риса, избирательно действующее на распространение отдельных видов и родов. Так, в исследованных нами почвах отсутствовали виды, отмечавшиеся В. С. Московец как доминирующие в почвах под люцерной: Dendrodochium toxicum, Helminthosporium bondarzewi, Sclerotium rolfsii, Pseudogymnoascus vinaceus и др. В то же время в флористическом списке, приводимом В. С. Московец, отсутствуют такие повсеместно распространенные в исследованных нами почвах грибы, как Mortierella alpina, Penicillium funiculosum, Harposporium sp., Gliocladium roseum и др.

Таким образом, микофлора исследованных почв рисовых полей юга Украины сохраняет основные черты окультуренных почв с преимущественным преобладанием несовершенных гифальных грибов. Периодическое затопление почвы вызвало снижение распространенности в ней грибов родов Penicillium, Aspergillus, большее развитие грибов порядка Mucerales, а также сказалось на распространении отдельных видов и родов.

## МИКРОМИЦЕТЫ ПОЧВ ПЛОДОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ

Сведения о микофлоре почв плодовых насаждений единичны (Канивец, 1951; Канивец, Васильева, 1957; Канивец, Милько, 1963; Жуковская, 1974; Егорова, Свищ, 1975; Шлапакаускас, 1978). Микофлора почв плодовых насаждений Украины также практически не исследована, за исключением отдельных упоминаний о количественном содержании грибных зачатков в почве под яблоней при проведении общих микробиологических исследований (Ворошилова, 1960; Литовченко, 1965). Аналогичные данные об их количестве под этой культурой в почвах Подмосковья имеются у Ю. М. Возняковской и М. Н. Язвицкого (1958). Из зарубежных работ, касающихся непосредственно изучения микофлоры почв яблоневых и сливовых садов, следует указать на исследования K. Ostrowska (1971а, 1971б), которая из почв трех садов Щетинского воеводства (Польша) выделила 56 видов грибов и изучала их кератинолитические и кератинофильные свойства. Другие работы зарубежных и отечественных авторов касаются либо микофлоры почв в насаждениях цитрусовых культур, либо микофлоры, паразитирующей на поверхности плодовых деревьев, что не входит в задачи наших исследований.

Изучение микофлоры почв плодовых насаждений начато нами с 1967 г. и к настоящему времени она исследована практически во всех почвенно-климатических зонах Украины (Полесье, Лесостепь, Степь, Предкарпатье и Закарпатье). Основное внимание уделялось яблоне, занимающей более 90 % в посадках плодовых культур. Учитывая особенности объекта исследований, образцы почвы для микологического анализа отбирали по профилю из почвенного разреза до глубины 2, в отдельных случаях — до 3,5 м.

Грибы учитывали методом глубинного посева разведенной почвенной взвеси на подкисленный сусло-агар (пивное сусло — 7° по Баллингу, агар-агар — 2 %, лимонная кислота — 0,9—1 %). В большинстве исследованных пунктов проводили стационарные наблюдения за составом микофлоры с отбором образцов почвы 3—4 раза за вегетационный период, в других образцы отбирали во время почвенно-биологического обследования садов.

**Количественный состав микофлоры.** В табл. 15 приведены список исследованных почв, местонахождение сада и содержание грибных зачатков в профиле почв. Полученные данные свидетельствуют о том, что разные типы и виды почв характеризуются неодинаковой заселенностью грибами. При сравнении микологического профиля почв одной и той же почвенно-климатической зоны также выявлены различия в численности грибов и распределении их по почвенному профилю.

Среди дерново-подзолистых почв Полесья наибольшая численность грибных зачатков выявлена в дерново-подзолистой глубокой супесчаной почве. Даже на глубине 2 м их содержание составляло 8 тыс. на 1 г абсолютно сухой почвы. В профиле этой почвы отмечено более плавное снижение численности грибных зачатков с глубиной по сравнению с другими дерново-подзолистыми почвами, что можно объяснить постепенным уменьшением содержания гумуса и более рыхлым ее строением.

Дерново-подзолистые почвы являются специфической средой для жизнедеятельности микроорганизмов, в том числе грибов. Характерная их особенность состоит в четкой дифференциации почвенного профиля на генетические горизонты. Последние различаются между собой как по морфологическим признакам, так и по химическим свойствам. Это приводит к тому, что наибольшее количество грибов, как правило, содержится в верхнем горизонте. Вслед за уменьшением содержания органических веществ и изменением химических свойств отдельных генетических горизонтов количество грибов также резко уменьшается. Например, в слое 5—15 см дерново-слабоподзолистой глинисто-песчаной почвы (сады опытного хозяйства УкрНИИ садоводства «Новоселки», отделение «Дмитровка») численность грибных зачатков составила 147 тыс. на 1 г абсолютно сухой почвы, в слое 15—25 см их было в 1,5, а на глубине 35—45 см — в 3 раза меньше.

Большим своеобразием отличаются дерново-карбонатные почвы. Они имеют щелочную реакцию на поверхности и характеризуются коротким почвенным профилем, так как с глубины 35—70 см начинается меловой горизонт. Однако пахотный и подпахотный горизонты содержат больше гумуса, чем дерново-подзолистые почвы. Это, по-видимому, является одним из факторов более высокой численности грибных зачатков в профиле дерново-карбонатных почв по сравнению с дерново-подзолистыми. Например, в слое 5—15 см дерново-карбонатной глубокой почвы содержалось 233 тыс. грибных зачатков на 1 г абсолютно сухой навески, а в дерново-подзолистой глубокой, расположенной в пределах этого же

Таблица 15. **Количественное содержание грибных зачатков в профиле почв плодовых насаждений, тыс. на 1 г абсолютно сухой почвы**

| Местонахождение сада | Почва | Глубина отбора образцов, см | Количество грибных зачатков |
|---|---|---|---|
| Опытное хозяйство «Новоселки», отделение «Дмитровка» УкрНИИ садоводства Киево-Святошинского р-на Киевской обл. | Дерново-слабоподзолистая глинисто-песчаная | 5—15 | 147 |
| | | 15—25 | 98 |
| | | 35—45 | 49 |
| | | 55—80 | 37 |
| | | 110—120 | 14 |
| | | 130—140 | 0 |
| Ровенская областная государственная сельскохозяйственная опытная станция Ровенского р-на Ровенской обл. | Дерново-среднеподзолистая супесчаная | 5—15 | 128 |
| | | 30—40 | 106 |
| | | 50—60 | 94 |
| | | 70—80 | 13 |
| | | 95—105 | 18 |
| | | 130—140 | 2 |
| | | 170—180 | 4 |
| Там же | Дерново-среднеподзолистая глеевая легкосуглинистая | 5—15 | 108 |
| | | 15—25 | 112 |
| | | 35—45 | 64 |
| | | 60—70 | 35 |
| | | 85—95 | 40 |
| | | 125—135 | 10 |
| | | 190—200 | 3 |
| Колхоз «Победа» Красноармейского р-на Ровенской обл. | Дерново-подзолистая глубокая супесчаная | 5—15 | 172 |
| | | 25—35 | 148 |
| | | 45—55 | 60 |
| | | 70—80 | 42 |
| | | 110—120 | 44 |
| | | 140—150 | 37 |
| | | 180—200 | 8 |
| Там же | Дерново-карбонатная неглубокая песчано-легкосуглинистая | 5—15 | 216 |
| | | 35—45 | 98 |
| | | 60—70 | 14 |
| « « | Дерново-карбонатная глубокая песчано-легкосуглинистая | 5—15 | 233 |
| | | 20—30 | 102 |
| | | 50—60 | 18 |
| Совхоз «Мичуринский» Киево-Святошинского р-на Киевской обл. | Темно-серая лесная легкосуглинистая | 0—15 | 259 |
| | | 15—30 | 140 |
| | | 50—60 | 107 |
| | | 80—90 | 83 |
| | | 110—120 | 70 |
| | | 150—160 | 4 |
| Совхоз «Хотовский» Киево-Святошинского р-на Киевской обл. | Серая лесная среднесмытая легкосуглинистая | 0—10 | 380 |
| | | 10—20 | 330 |
| | | 30—40 | 150 |
| Колхоз «Зоря» Ровенского р-на Ровенской обл. | Чернозем оподзоленный легкосуглинистый | 5—15 | 366 |
| | | 15—25 | 240 |
| | | 40—50 | 148 |
| | | 60—70 | 110 |
| | | 80—90 | 45 |
| | | 150—160 | 11 |
| Львовская опытная станция садоводства | Чернозем оподзоленный пылевато-среднесуглинистый | 5—15 | 287 |
| | | 15—25 | 192 |
| | | 40—50 | 110 |
| | | 80—90 | 65 |

| Местонахождение сада | Почва | Глубина отбора образцов, см | Количество грибных зачатков |
|---|---|---|---|
| Приднестровская опытная станция садоводства | Чернозем оподзоленный тяжелосуглинистый | 5—15 | 51 |
| | | 22—32 | 13 |
| | | 45—55 | 16 |
| | | 85—95 | 14 |
| | | 150—160 | 11 |
| Колхоз им. Кирова Заставновского р-на Черновицкой обл. | То же | 5—15 | 410 |
| | | 35—45 | 280 |
| | | 85—95 | 130 |
| | | 120—130 | 60 |
| | | 200—210 | 3 |
| Млиевская опытная станция садоводства Городищенского р-на Черкасской обл. | Чернозем типичный суглинистый | 5—26 | 570 |
| | | 30—40 | 153 |
| | | 70—80 | 111 |
| | | 90—100 | 47 |
| Совхоз «Хмелевик» Барышевского р-на Киевской обл. | Чернозем глубокий малогумусный легкосуглинистый | 0—20 | 200 |
| | | 20—40 | 340 |
| | | 60—80 | 200 |
| | | 150—170 | 230 |
| Совхоз «Новая Александровка» Барышевского р-на Киевской обл. | То же | 0—20 | 270 |
| Колхоз им. газ. «Правда» Глыбокского р-на Черновицкой обл. | Темно-серая лесная тяжелосуглинистая | 5—15 | 390 |
| | | 35—45 | 230 |
| | | 85—95 | 120 |
| | | 120—130 | 90 |
| | | 200—210 | 5 |
| Колхоз им. Ленина Новоселецкого р-на Черновицкой обл. | Серая лесная тяжелосуглинистая | 5—15 | 160 |
| | | 30—40 | 140 |
| | | 50—60 | 100 |
| | | 85—95 | 50 |
| | | 180—200 | 10 |
| Колхоз им. Шевченко Глыбокского р-на Черновицкой обл. | Светло-серая лесная среднесуглинистая | 5—15 | 120 |
| | | 38—48 | 30 |
| | | 70—80 | 30 |
| | | 120—130 | 20 |
| Колхоз им. Орджоникидзе Никопольского р-на Днепропетровской обл. | Чернозем обыкновенный тежелосуглинистый | 5—15 | 365 |
| | | 45—55 | 160 |
| | | 90—100 | 110 |
| | | 150—160 | 50 |
| Центральный институт механизации и электрификации животноводства (ЦИМЭЖ) о. Хортица Запорожской обл. | Чернозем обыкновенный легкосуглинистый | 0—10 | 65 |
| | | 20—30 | 11 |
| | | 40—50 | 11 |
| | | 60—70 | 21 |
| | | 80—90 | 46 |
| | | 130—140 | 7 |
| Совхоз «Ивановка» Камянско-Днепровского района Запорожской обл. | Чернозем обыкновенный супесчаный | 5—15 | 90 |
| | | 40—50 | 80 |
| | | 80—90 | 10 |
| | | 110—120 | 2 |
| | | 140—150 | 2 |
| Донецкая опытная станция садоводства | Чернозем обыкновенный тяжелосуглинистый | 5—15 | 217 |
| | | 25—35 | 37 |
| | | 55—65 | 35 |

| Местонахождение сада | Почва | Глубина отбора образцов, см | Количество грибных зачатков |
|---|---|---|---|
| Мелитопольская опытная станция садоводства (ныне Институт орошаемого садоводства) | Чернозем выщелоченный супесчаный | 16—26 | 139 |
| | | 50—60 | 152 |
| | | 90—100 | 114 |
| | | 190—200 | 109 |
| Совхоз «Зеленый гай» Вознесенского р-на Николаевской обл. | Чернозем супесчаный (микропонижение) | 0—10 | 280 |
| | | 30—40 | 110 |
| | | 70—85 | 82 |
| | | 105—115 | 0 |
| | | 140—150 | 3 |
| | | 150—160 | 1 |
| Там же | Чернозем супесчаный (микроповышение) | 0—10 | 260 |
| | | 10—20 | 189 |
| | | 35—45 | 74 |
| | | 55—65 | 61 |
| | | 90—100 | 31 |
| | | 140—150 | 9 |
| Нижнеднепровская опытная станция по облесению песков и виноградарству на песках Цюрупинского р-на Херсонской обл. | Чернозем супесчаный солонцеватый | 0—10 | 160 |
| | | 10—20 | 134 |
| | | 30—40 | 86 |
| | | 50—60 | 42 |
| | | 70—80 | 11 |
| Совхоз им. Покрышева Голопристанского р-на Херсонской обл. | Чернозем супесчаный | 0—10 | 188 |
| | | 15—25 | 216 |
| | | 40—50 | 74 |
| Совхоз «Плодоовощной» Снигиревского р-на Николаевской обл. | Чернозем южный слабосолонцеватый тяжелосуглинистый | 0—10 | 118 |
| | | 10—20 | 88 |
| | | 20—30 | 37 |
| | | 35—45 | 31 |
| | | 80—90 | 24 |
| Совхоз «Садовый» Октябрьского р-на Николаевской обл. | Чернозем южный слабосолонцеватый среднесуглинистый | 0—10 | 118 |
| | | 10—20 | 117 |
| | | 30—40 | 124 |
| | | 44—51 | 65 |
| | | 58—66 | 64 |
| | | 80—90 | 45 |
| | | 120—130 | 14 |
| Колхоз им. Парижской коммуны Каланчакского р-на Херсонской обл. | Каштановая слабосолонцеватая тяжелосуглинистая | 0—10 | 95 |
| | | 20—20 | 69 |
| | | 30—40 | 43 |
| | | 50—60 | 28 |
| | | 70—80 | 17 |
| | | 90—100 | 6 |
| | | 120—130 | 3 |
| Мелитопольская опытная станция садоводства (ныне Институт орошаемого садоводства) | Темно-каштановая слабосолонцеватая легкоглинистая | 5—15 | 173 |
| | | 25—35 | 355 |
| | | 45—55 | 52 |
| | | 60—70 | 75 |
| | | 110—120 | 21 |
| Совхоз «Ольвия» Очаковского р-на Николаевской обл. | Темно-каштановая слабосолонцеватая легкоглинистая | 0—10 | 68 |
| | | 10—20 | 19 |
| | | 35—45 | 42 |
| | | 65—75 | 16 |
| | | 85—95 | 4 |

| Местонахождение сада | Почва | Глубина отбора образцов, см | Количество грибных зачатков |
|---|---|---|---|
| Колхоз «Прогресс» Первомайского р-на Крымской обл. | Темно-каштановая слабосолонцеватая легкоглинистая | 0—10 | 40 |
| | | 22—33 | 26 |
| | | 48—58 | 66 |
| | | 63—75 | 98 |
| | | 90—99 | 2 |
| Колхоз им. Калинина Первомайского р-на Крымской обл. | То же | 0—10 | 18 |
| | | 10—20 | 42 |
| Крымская опытная станция садоводства | Лугово-черноземная наносная карбонатная легкоглинистая | 5—15 | 95 |
| | | 15—30 | 231 |
| | | 40—50 | 55 |
| | | 60—70 | 71 |
| | | 110—120 | 71 |
| | | 150—160 | 22 |
| | | 200—220 | 23 |
| Совхоз «Зеленогорский» Белогорского р-на Крымской обл. | То же | 0—20 | 30 |
| | | 30—40 | 20 |
| | | 50—60 | 134 |
| | | 70—90 | 0 |
| Совхоз им. Симиренко Советского р-на Крымской обл. | » » | 20—40 | 24 |
| Колхоз «Украина» Бахчисарайского р-на Крымской обл. | | 0—20 | 52 |
| | | 20—30 | 28 |
| | | 45—55 | 8 |
| | | 65—75 | 4 |
| | | 90—100 | 2 |
| Колхоз «Память Ленина» Бахчисарайского р-на Крымской обл. | Чернозем карбонатный легкоглинистый | 0—10 | 56 |
| | | 10—20 | 213 |
| | | 30—40 | 136 |
| | | 60—70 | 122 |
| | | 90—100 | 33 |
| Колхоз «Большевик» Выжницкого р-на Черновицкой обл. | Дерново-среднеподзолистая глеевая среднесуглинистая | 5—15 | 75 |
| | | 25—35 | 46 |
| | | 50—60 | 63 |
| Там же | Дерново-среднеподзолистая ожелезненная среднесуглинистая | 5—15 | 74 |
| | | 25—35 | 13 |
| | | 50—60 | 24 |
| Колхоз «Радянська Украина» Выжницкого р-на Черновицкой обл. | Дерново-сильноподзолистая глеевая легкоглинистая | 5—15 | 330 |
| | | 35—45 | 210 |
| | | 60—70 | 118 |
| | | 90—100 | 24 |
| | | 180—200 | 4 |
| Колхоз им. Ленина Выжницкого р-на Черновицкой обл. | Буроземно-подзолистая среднесуглинистая | 5—15 | 90 |
| | | 30—40 | 105 |
| | | 60—70 | 64 |
| | | 100—110 | 32 |
| | | 190—200 | 7 |
| Колхоз «Большевик» Выжницкого р-на Черновицкой обл. | Бурая лесная глеевая песчано-легкосуглинистая | 0—5 | 61 |
| | | 10—20 | 34 |
| | | 30—40 | 26 |
| | | 70—80 | 27 |
| | | 110—120 | 16 |

| Местонахождение сада | Почва | Глубина отбора образцов, см | Количество грибных зачатков |
|---|---|---|---|
| Колхоз «Нове життя» Сторожинецкого р-на Черновицкой обл. | Бурая лесная глеевая среднесуглинистая | 5—15 | 114 |
| | | 30—40 | 95 |
| | | 75—85 | 82 |
| | | 140—150 | 17 |
| Совхоз «Днестрянский» Старосамбирского р-на Львовской обл. | Бурая лесная глеевая среднесуглинистая | 0—5 | 40 |
| | | 10—20 | 24 |
| | | 35—45 | 36 |
| | | 70—80 | 15 |
| Колхоз «Нове життя» Сторожинецкого р-на Черновицкой обл. | Чернозем луговой глубокий среднесуглинистый | 5—15 | 241 |
| | | 30—40 | 136 |
| | | 65—75 | 27 |
| | | 110—120 | 18 |
| Там же | Чернозем луговой неглубокий среднесуглинистый | 5—15 | 107 |
| | | 30—40 | 112 |
| | | 65—75 | 85 |
| | | 90—105 | 12 |
| » » | Чернозем луговой мощный среднесуглинистый | 5—15 | 325 |
| | | 30—40 | 142 |
| | | 60—70 | 56 |
| | | 120—130 | 11 |
| Закарпатская областная Государственная сельскохозяйственная опытная станция | Дерновая оподзоленная глеевая суглинистая | 5—15 | 20 |
| | | 25—35 | 16 |
| | | 65—75 | 3 |
| | | 90—100 | 3 |
| Совхоз «Русскополянский» Тячевского р-на Закарпатской обл. | Бурая лесная глеевая тяжелосуглинистая | 5—15 | 33 |
| | | 25—35 | 20 |
| | | 50—60 | 8 |
| | | 90—100 | 2 |
| Там же | Бурая лесная среднесмытая тяжелосуглинистая | 5—15 | 14 |
| | | 25—35 | 19 |
| | | 65—75 | 14 |
| | | 90—100 | 4 |

сада,— 172 тыс., т. е. в 1,3 раза меньше (сады колхоза «Победа» Красноармейского р-на Ровенской обл., см. табл. 15).

Среди почв, исследованных в полесской зоне республики, чернозем оподзоленный пылевато-легкосуглинистый характеризовался наибольшей численностью грибов. Причем их количество постепенно уменьшалось с глубиной по профилю, и на глубине 150—160 см их насчитывалось 11 тыс. на 1 г абсолютно сухой почвы (сады колхоза «Зоря» Ровенского р-на Ровенской обл.). Такой микологический профиль данной почвы обусловлен отсутствием резкой дифференциации его на генетические горизонты и достаточной гумусированностью не только верхних, но и более глубоких горизонтов.

Важную роль в заселении почвы микофлорой играет ее механический состав, определяющий наряду с другими свойствами ее водный режим. Об этом свидетельствует сравнение количественного состава микофлоры чернозема оподзоленного и его аналогов —

среднесуглинистого (сады Львовской опытной станции садоводства) и тяжелосуглинистого (сады Приднестровской опытной станции садоводства) механического состава. Так, если в слое 5—15 см первой почвы содержалось 366 тыс. грибных зачатков на 1 г абсолютно сухой навески, то во второй — 287 тыс., а в третьей только 51 тыс. Наибольшая численность грибных зачатков в исследованных почвах лесостепной зоны выявлена в черноземе типичном (сады Млиевской опытной станции садоводства).

Особо следует рассмотреть микологический профиль чернозема глубокого малогумусного легкосуглинистого (сады совхоза «Хмелевик» Барышевского р-на Киевской обл.). Он расположен в пониженных элементах рельефа и имеет глубокий (более 170 см) гумусовый, довольно равномерно окрашенный горизонт легкосуглинистого механического состава. Поэтому весь профиль почвы насыщен грибами и даже на глубине 150—170 см их численность составляла 230 тыс. на 1 г абсолютно сухой почвы. Этот факт еще раз подчеркивает связь между количеством гетеротрофных микроорганизмов, в том числе грибов, и содержанием в почве гумуса.

Разновидности серых лесных почв, исследованные в лесостепной зоне, также различались между собой по количественному составу микофлоры. При этом меньшей ее численностью характеризовалась светло-серая лесная, а большей — темно-серая лесная почвы.

В садах степной зоны садоводства республики преобладают почвы черноземные и каштановые. Характерными особенностями черноземов являются отсутствие в почвенном профиле четко выраженной морфологической и химической дифференциации генетических горизонтов, слабокислая, нейтральная или слабощелочная реакция почвенного раствора, постепенное уменьшение содержания гумуса вниз по профилю. Указанные особенности обусловливают специфическое расселение грибов по профилю этих почв. Оно заключается в том, что вслед за равномерным снижением содержания гумуса постепенно уменьшается и численность грибов. Наиболее населен грибами профиль черноземов обыкновенных тяжелосуглинистых, на втором месте стоят черноземы супесчаные, а затем черноземы южные и лугово-черноземные наносные карбонатные почвы. По количественному составу грибов почвы каштанового ряда стоят близко к черноземам южным.

В Предкарпатье и Закарпатье под сады используются бурые лесные и дерново-оподзоленные почвы. Особенностью первых является отсутствие заметной дифференциации профиля на генетические горизонты, кислая реакция почвенного раствора, малое содержание гумуса и подвижных форм питательных веществ, а также наличие оглеения. Все эти признаки в определенной мере влияют на состав микофлоры.

В отдельных хозяйствах Предкарпатья сады размещены и на черноземах луговых. Эти почвы среди исследованных в данной зоне характеризуются высоким содержанием грибных зачатков не только в верхнем горизонте, но и на глубине более 1 м. Числен-

ность грибов в профиле данных почв зависит, с одной стороны, от мощности гумусового горизонта, с другой — от степени оглеения и высоты залегания оглеенного горизонта. Об этом свидетельствует большая численность грибов в профиле чернозема лугового мощного (сады колхоза «Нове життя» Сторожинецкого р-на. Черновицкой обл., табл. 15). Из бурых лесных почв, которые были исследованы, наиболее населен грибами профиль бурой лесной глеевой среднесуглинистой почвы (сады того же колхоза). С утяжелением механического состава бурых лесных почв содержание грибов в них значительно снижается (почвы Закарпатья). Последние почвы среди всех изученных характеризуются наименьшим содержанием грибных зачатков. Так, если в слое 5—15 см их численность колебалась от 14 до 33 тыс. на 1 г абсолютно сухой почвы, то на глубине 90—100 см — от 2 до 4 тыс. Такой микологический профиль данных почв обусловлен плохой аэрацией в силу тяжелого механического состава и переувлажнения.

Таким образом, почвы плодовых насаждений заселены грибами на большую глубину. Это обусловлено, с одной стороны, характером размещения корневой системы плодовых культур, а с другой — особенностями ее развития и роста.

Исследование микофлоры в ризосфере яблони показало, что в этой зоне существенно увеличивается численность грибов. Содержание грибных зачатков здесь по сравнению с неризосферной почвой было больше в 2,3—34 раза. Например, в ризосфере яблони сорта Ренет Симиренко, произрастающей на черноземе южном среднесуглинистом (сады совхоза «Садовый» Октябрьского р-на Николаевской обл.) численность грибных зачатков превышала таковую в почве вне ризосферы в 16 раз (слой 30—40 см). На этой же глубине каштановой слабосолонцеватой тяжелосуглинистой почвы это различие составляло 8 раз. В ризосфере яблони сорта Джонатан, произрастающей на черноземе карбонатном легкоглинистом (сады Помологической станции ВИРа Бахчисарайского р-на Крымской обл.) в слое 5—15 см грибов было больше в 2,3 раза, чем в ризосфере слоя 30—40 см. В свою очередь, в ризосфере яблони сорта Ренет Симиренко, произрастающей на лугово-черноземной наносной карбонатной легкоглинистой почве в слое 30—40 см грибов было больше в 3,5 раза, чем в ризосфере на глубине 50—60 см (сады совхоза им. Симиренко Советского района Крымской области).

Таким образом, содержание грибов в ризосфере яблони зависит от генетических особенностей почвы и глубины залегания корневой системы плодовых деревьев. Кроме того, на них оказывают влияние физиологическое состояние последних и агротехнические мероприятия, применяемые в садах. Однако описание воздействия этих двух факторов на микофлору не входит в задачу настоящего раздела.

**Видовой состав микофлоры почв плодовых насаждений.** В результате исследований из почв садов выделено 152 видов грибов, относящихся к 35 родам. Наибольшим видовым разнообразием

отличались представители рода Penicillium — 56 видов. Род Aspergillus представлен 17 видами, Mucor — 14, Cladosporium — 6, Fusarium — 6, остальные роды — 1—5 видами.

Таким образом, грибы рода Penicillium широко распространены в почвах плодовых насаждений и занимают доминирующее положение среди микофлоры как по числу видов, количеству изолятов, так и по частоте встречаемости. Особенно велико содержание этих грибов в почвах, для которых в той или иной степени характерен процесс оподзоливания, хотя в верхних горизонтах отдельных дерново-подзолистых почв относительное содержание их было несколько меньшим, чем, например, в черноземах оподзоленных. Это связано, очевидно, с большим заселением грибами других родов. Однако микофлора более глубоких горизонтов отдельных почв на 100 % была представлена грибами Penicillium.

Среди представителей рода Penicillium выявлены виды, широко распространенные в профиле почв садов. К ним относятся P. adametzi, P. canescens, P. cyclopium, P. funiculosum, P. janthinellum, P. purpurogenum и др. В свою очередь P. citrinum, P. cyaneum, P. lanosum и P. piscarium были приурочены к верхнему горизонту 0—15 см, а P. claviforme, P. granulatum и P. nigricans выделены только с глубины 30—40 см. P. humili, P. ochro-chloron и P. sublateritium не обнаруживались в профиле глубже 0—30 см, а P. camembertii, P. jensenii, P. luteum, P. roseo-purpureum и P. waksmanii — глубже 0—50 см. В то же время P. brevi-compactum, P. citreo-viride, P. corylophilum, P. oxalicum, P. paxillii и др. стали выделяться только с глубины 30—40, а P. chermesinum, P. raciborskii — с глубины 40—50 см.

По данным Н. М. Пидопличко и соавт. (1962), P. multicolor и P. raciborskii встречались только на глубине 25—35, а P. chrysogenum — 45—50 см в почвах, занятых кукурузой. Из почв садов первые три вида мы выделяли с глубины, превышающей 1,2 м. В свою очередь, И. И. Канивец и А. А. Милько (1963) отмечают, что в почвах садов Молдавии P. chrysogenum встречались только в верхнем (5—15 см) горизонте, а P. waksmannii — в слое 30—40 см, в то время как в почвах плодовых насаждений Украины первый вид начал выделяться с глубины 40—50, второй постоянно встречался в пределах слоя 0—50 см.

Наибольшее число видов рода Penicillium (43 из 56) было обнаружено в верхнем горизонте 0—15 см, хотя в слое 0—50 см их видовое разнообразие оставалось еще довольно большим. С глубины 50 см оно значительно уменьшалось и глубже 140 см встречались только 11 видов, а глубже 2 м — 8. Таким образом, выявлено доминирование отдельных видов рода Penicillium в определенных горизонтах почв плодовых насаждений.

Грибы рода Aspergillus также найдены во всем исследованном профиле почв плодовых насаждений и встречались на глубине более 2 м. Среди видов рода Aspergillus выявлены те, которые, как правило, встречались только в более глубоких горизонтах. К ним относятся A. candidus, A. oryzae, A. sulphureus, A. sydowii

и A. terreus. В то же время A. clavatus, A. flavipes и A. ornatus были приурочены к верхним горизонтам, а A. fumigatus, A. niger, A. repens и A. wentii широко распространены по всему профилю садовых почв.

Если в почвах плодовых насаждений Молдавии, по данным И. И. Канивца и А. А. Милько (1963), A. nidulans был выделен только с глубины 50—60 см, A. sydowii, A. versicolor и A. flavipes — 30—40 см, то в садовых почвах Украины эти виды встречались как в верхних, так и в более глубоких горизонтах.

Из 17 видов, обнаруженных в почвах садов, 14 встречались в горизонтах 0—15 и 15—30 см, 9 — на глубине 40—50 см, и по три вида в слоях 160—180 и 180—200 см. В свою очередь, из горизонта 200—220 см выделено только два вида — A. niger и A. wentii.

Представители порядка Mucorales встречались в профиле почв плодовых насаждений до глубины 120 см. Однако наибольшее видовое разнообразие их выявлено в верхнем (0—15 см) горизонте (23 вида из 27). Отдельные виды также были приурочены к определенным горизонтам. Так, Absidia coerulea, Mortierella alpina и Mucor ramannianus были выделены только из слоя 0—15 см, Mortierella elongata, M. hygrophila, M. minutissima, Mucor luteus и M. strictus не проникали глубже 40, Absidia glauca, Mortierella isabellina и Mucor griseo-cyanus — глубже 60 см. В свою очередь, Mucor circinelloides, M. hiemalis, M. silvaticus и Rhizopus nigricans встречались в профиле почвы до 120 см.

Темноокрашенные гифомицеты распространены по профилю почвы до глубины 160 см, но отдельные виды приурочены к определенным глубинам. Например, виды рода Stemphilium не проникали по профилю глубже 40 см, в то же время Cladosporium herbarum начал выделяться с глубины 40 и проникал до глубины 90 см, а Cladosporium gossipicola встречался на глубине 30—105 см. В свою очередь, Cladosporium sphaerospermum и Alternaria alternata выделялись с глубины более 150 см. Следует отметить приуроченность Cladosporium epiphillum, Helminthosporium sativum, Aureobasidium pullulans, Stemphilium ilicis и Trichocladium asperum только к верхним горизонтам почвы.

Как и представители темноокрашенных гифомицетов, виды рода Fusarium встречались до глубины 160 см. При этом F. culmorum и F. lateritium выделялись с глубины только 0—15, F. jvanicum — с 30—40, F. gibbosum — с 40—60 см, F. moniliforme v. subglutinans были широко распространены по профилю почв, в то время как F. oxysporum v. orthoceras начал выделяться с глубины 50—60 см и дальше постоянно встречался в профиле почвы до глубины 160 см.

Представители других родов грибов встречались в профиле почвы на глубине более 2 м. Например, виды рода Chaetomium проникали вниз по профилю до 50 см, Acremonium и Humicola — 80, Geotrichum и Gliocladium — 40, а рода Trichoderma — до 220 см.

Таким образом, при исследовании распространения грибов в профиле почв плодовых насаждений наибольшее количество видов

было выделено из верхнего (0—15 см) слоя — 105 из 152, из слоя 15—30 см — 73, 30—40 см — 69, 40—50 см — 58, 50—60 см — 55 и 60—70 см — 51. Затем видовое разнообразие грибов снижалось вниз по профилю и на глубине 180—200 см выделено 11 видов, 200—220 см — 9, на глубине 330—350 см — 2 вида (Penicillium puberulum и P. purpurogenum).

Переходя к рассмотрению материала по видовому разнообразию грибов в исследованных почвах, следует указать на доминирование в них представителей рода Penicillium. Как уже отмечалось, выделено 56 видов этого рода. Среди изученных почв по числу видов грибов рода Penicillium первое место занимает чернозем южный (25 видов), за ним следуют лугово-черноземная почва и чернозем обыкновенный (по 22 вида), чернозем оподзоленный (21 вид), темно-каштановая и каштановая (21—22 вида). Меньшее видовое разнообразие этих грибов обнаружено в почвах, для которых характерен процесс оподзоливания. Среди этой группы почв наибольшее количество видов выявлено в темно-серой лесной (21 вид), серой лесной и дерново-среднеподзолистой (по 16 видов), а наименьшее — в дерново-среднеподзолистой глеевой и дерново-сильноподзолистой (10 видов).

Из почв плодовых насаждений выделены как общие, так и специфические виды рода Penicillium. В исследованных почвах доминировали P. adametzi, P. canescens, P. verrucosum var. cyclopium, P. janthinellum, P. rugulosum, Paecilomyces lilacinum. Только к почвам черноземного типа были приурочены P. chermesinum, P. citreo-viride, P. decumbens, P. puberulum, P. restrictum, P. spinulosum, P. sublateritium и P. wortmannii. В свою очередь, только в почвах, для которых характерен процесс оподзоливания, встречались P. cyaneum, P. frequentans, P. lanosum, P. lanoso-coeruleum, P. multicolor и P. ochro-chloron; P. corymbiferum выделен лишь в каштановых почвах P. fellutanum — в черноземе обыкновенном, P. humili — лугово-черноземной, P. frequentans — темно-серой лесной, а P. piscarium — в дерново-слабоподзолистой почве (табл. 16).

Таким образом, не только для групп почв определенной зоны, но и для каждой конкретной почвы было характерно отличающееся от других сочетание видов рода Penicillium. Это обусловлено взаимным влиянием, с одной стороны, географического фактора, а с другой — экологических условий, складывающихся в конкретной зоне. Суммарным влиянием указанных факторов, очевидно, можно объяснить то, что из почв садов Молдавии аналогичного генезиса (Канивец, Милько, 1963) выделено меньшее число видов рода Penicillium. Значительно ниже видовое разнообразие этих грибов было также в почвах садов Бухарской области (Камышко, 1968) и несколько выше в ризосфере яблони в Приморском крае (Егорова, Жуковская, 1974).

Состав видов рода Penicillium отличался от такового, выделенного указанными авторами, не только по количеству видов, но и по их сочетанию. Например, из 45 видов рода Penicillium, выделенных из почв садов Молдавии, 7 не встречались в аналогичных по

Таблица 16. **Видовой состав грибов в исследованных почвах плодовых насаждений**

| Вид гриба | Дерново-слабоподзолистая | Дерново-среднеподзолистая | Дерново-среднеподзолистая глееватая | Дерново-среднеподзолистая глееватая ожелезненная | Дерново-сильноподзолистая | Дерновая оподзоленная | Дерновая оподзоленная поверхностно оглееенная | Дерново-карбонатная |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Класс Zygomycetes** | | | | | | | | |
| **Порядок Mucorales** | | | | | | | | |
| Absidia butleri Lend. | | | | | | | | |
| A. coerulea Bainier | | | | | | | | |
| A. glauca Hagem | + | + | | | + | | | |
| A. spinosa Lendn. | | | + | | | | | |
| Cunninghamella echinulata Thaxter | | | | | | | | |
| Mortierella alpina Peyronel | + | | | | + | | | |
| M. elongata Linnemann | | | | | + | + | + | |
| M. hygrophila Linnemann | + | | + | | | | | |
| M. isabellina Oudem. | | | | | | | | |
| M. minutissima v. Tieghem | | | | | + | | | |
| Mucor angulisporus Naumov | | | | | | | | |
| M. circinelloides Hagem | + | + | + | | | + | + | + |
| Mucor corticola Hagem | | | | | | | | |
| M. globosus Fischer | | | | | | | | |
| M. griseo-cyanus Hagem | | + | | | | | | |
| M. griseo-ochraceus Naumov | + | + | | | | | | |
| M. hiemalis Wehmer | + | + | + | + | | + | + | + |
| M. jansseni Lendn. | | | | | | | | |
| M. luteus Linnemann | | | | | | | | |
| M. plumbeus Bon. | | | | | | | | |
| M. racemosus Fresenius | + | + | | | | | | + |
| M. ramannanus Moeller | + | + | | | | | | |
| M. silvaticus Hagem | + | + | | | + | | | |
| M. strictus Hagem | + | + | | | + | | | |
| Rhizopus nigricans Fhrenb. | + | + | + | + | + | | + | + |
| Rh. oryzae Went et Prin. Geerligs | | | | | | | | |
| Zygorynchus moelleri Vuill. | + | + | + | + | + | + | + | + |
| **Класс Ascomycetes** | | | | | | | | |
| **Порядок Sphaeriales** | | | | | | | | |
| Chaetomium elatum Kunze | | | | | | | | |
| Ch. globosum Kunze | | | | | | | | |
| Ch. spirale Zopf. | | | | | | | | |
| **Класс Deuteromycetes** | | | | | | | | |
| **Порядок Moniliales** | | | | | | | | |
| Семейство Moniliaceae | | | | | | | | |
| Acremonium strictum Garis | | | | | | | + | + |
| Aspergillus candidus Lk. | | | | | | | | |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Буроземно-подзолистая | | + | | | | + | + | | + | + | + | | | | + | + | | | + | | + | | | + | | | | | |
| Бурая лесная | | | | | | + | + | | | + | + | | | | + | | + | | + | | | | + | + | | | | | |
| Светло-серая лесная | | + | | | + | + | + | | | + | + | | + | | | | | | + | | | | | | | | | | + |
| Серая лесная | | | | | | + | + | | | + | + | | | | + | | | | + | | | + | + | + | + | | + | | + |
| Темно-серая лесная | | + | | | + | + | + | | + | + | + | | | | + | | | | + | | | + | | + | + | | | | + |
| Чернозем оподзоленный | | + | | | + | + | + | | | + | + | | | | + | | | | + | | | + | | + | | | | | |
| Чернозем типичный | + | | | | | | + | | | | + | | | | + | + | | | | + | | | | | | | | | |
| Чернозем глубокий малогумусный | + | + | | + | + | | + | + | + | + | + | | | + | | | | | | | + | | + | | | | | | |
| Чернозем обыкновенный | | | | | | | + | | | | + | | | | + | | | | | + | | | | + | | | | | |
| Чернозем выщелоченный | + | | | | + | | + | + | | | + | | | + | + | | | | | + | | + | + | + | + | | | | |
| Чернозем южный | | | | | | | + | + | + | | + | + | + | + | + | | | | | | + | | | | | | + | | |
| Каштановая | | | | | | | | + | | | | | + | + | + | + | | + | | | + | | | | | | | | |
| Темно-каштановая | | | | + | + | + | + | + | | | | | + | | + | + | | + | + | + | | | | + | + | | + | + | |
| Чернозем карбонатный | | | + | + | | | + | | | | + | + | | | + | + | | | + | + | | | | | | + | | + | |
| Лугово-черноземная | | | | + | | + | + | + | | | | | + | | | + | | + | | | + | | | | | | + | + | |
| Чернозем луговой | | | | | | + | + | | | + | | | + | + | | + | | | + | | | + | | | + | | | | |

| Вид гриба | Дерново-слабоподзолистая | Дерново-среднеподзолистая | Дерново-среднеподзолистая глеевая | Дерново-среднеподзолистая глеевая ожелезненная | Дерново-сильноподзолистая | Дерновая оподзоленная | Дерновая оподзоленная поверхностно оглеенная | Дерново-карбонатная |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A. clavatus Desm. | | + | | | | | | |
| A. flavipes (Bainier et Sart.) Thom er Chruch | | | | | | | | |
| A. fumigatus Fres. | + | + | | | | | | |
| A. nidulans (Fidam) Wint. | | | | | + | | | |
| A. niger v. Tieghem | + | + | + | | | + | | |
| A. ochraceus Wilhelm | | | | | | | | |
| A. ornatus Raper, Fennel et Fresner | | | | | | | | |
| A. oryzae (Ahlb.) Cohn | | | | | | | | |
| A. repens (Cda.) Sacc. | + | + | + | | | | | |
| A. sulphureus (Fres.) Thom | | | | | | | | |
| A. sydowii (Bainier et Sart .) Thom et Church | | + | + | | | | | |
| A. terreus Thom | | + | | | | | | |
| A. ustus Bainier | | | | | | | | |
| A versicolor (Vuill.) Tiraboschi | | | | | | | | + |
| A. wentii Wehmer | + | | | | + | | | |
| Botrycis cinerea Pers. | + | + | + | | | | + | + |
| Geotrichum candidum Link et Pers. | | | | | | | | |
| Gliocladium catenulatum Gilm. at Abbott | + | + | + | + | | | + | + |
| G. roseum (Lk.) Thom | | | | | | + | + | |
| Paecilomyces lilacinum (Thom) Samson | + | | | | | | | |
| P. marquandii (Massee) Huqhes | | | | | | | | |
| Paecilomyces sp. | + | + | + | + | + | | | + |
| P. varioty Bain. | | | | | | | | |
| Penicillium adametzi Zaleski | + | | + | + | + | | + | + |
| P. brevi-compactum Dierckx | + | + | | | + | | | |
| P. canescens Sopp. | | + | | | | | | + |
| P. chermesinum Biourge | | | | | | | | |
| P. chrysogenum Thom | | | | | | + | | |
| P. citrinum Thom | | + | | | | | | |
| P. citreo-viride Biourge | | | | | | | | |
| P. camembertii Thom | | | | | | + | | |
| P. claviforme Bainier | | | | | | | | |
| P. commune Thom | | | | | | | | |
| P. corylophilum Dierckx | | + | + | | + | | | |
| P. corymbiferum Westling | | | | | | | | |
| P. cyaneum (Bainier et Sartory) Biourge | | | | | + | | | |
| P. decumbens Thom | | | | | + | | | |
| P. expansum Lk. | + | | | | | | | |

| Буроземно-подзолистая | Бурая лесная | Светло-серая лесная | Серая лесная | Темно-серая лесная | Чернозем оподзоленный | Чернозем типичный | Чернозем глубокий малогумусный | Чернозем обыкновенный | Чернозем выщелоченный | Чернозем южный | Каштановая | Темно-каштановая | Чернозем карбонатный | Лугово-черноземная | Чернозем луговой |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | + | | + | | | | | + | + | + |
| += | | += | + | + | + | + | | + | | + | | + | | + | |
| | | | + | + | + | | | | | + | | | + | | |
| + | + | + | + | + | + | | | + | | + | + | + | + | + | + |
| | | | | | | | | + | | + | + | + | | | + |
| | | | | | | | | | | + | + | | + | + | |
| | | | | | | | | | | + | | + | | + | |
| + | + | + | + | + | + | + | | + | | + | + | | + | | |
| | | | | | | | | | | | | | | + | |
| | + | | | | + | + | | + | | + | + | | + | + | + |
| | | | + | + | | + | | + | | + | + | + | + | + | |
| | | | + | + | + | + | | + | | + | + | + | + | + | |
| + | | | | + | + | | | + | | + | + | + | + | + | |
| | | | | | + | + | | + | | + | + | + | + | + | + |
| + | + | | | | | | | | | | | | | | |
| | | + | + | + | | | + | | | | | | | | |
| + | | | + | + | + | | + | + | + | + | | | | | |
| | | | | | | | + | | | | | | | | |
| | + | | | + | + | | | + | | + | + | + | + | + | |
| | | | | | | | | | + | | | | | | |
| + | + | | | | + | + | + | + | + | | | | | | + |
| | | | | | | + | + | + | | + | + | + | + | + | |
| + | | + | | + | + | + | | + | + | + | | + | | + | |
| | + | | | | | + | | | | | | | | | |
| | | + | + | + | | | | | + | + | + | + | + | + | |
| | | | | | | | | + | | + | | + | | + | |
| + | | | | | + | | + | + | | + | + | + | + | + | |
| | | | + | | + | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | + | | + | + | | + | | |
| | + | + | + | + | + | | | + | + | + | + | | | | |
| | | | | | | + | | + | + | + | + | | | | |
| | | | + | | + | | | | | | | | | | |
| + | + | | | | + | + | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | + | + | | | |
| + | + | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | + | + | | + | | + | + | + | + | + | |
| | + | | | | + | | | + | + | + | + | + | + | + | |

| Вид гриба | Дерново-слабоподзолистая | Дерново-среднеподзолистая | Дерново-среднеподзолистая глеевая | Дерново-среднеподзолистая глеевая ожелезненная | Дерново-сильноподзолистая | Дерновая оподзоленная | Дерновая оподзоленная поверхностно оглеенная | Дерново-карбонатная |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| P. ehrlichii Kleb. | | | | | | | | |
| P. fellutanum Biourge | | | | | | | | |
| P. funiculosum Thom | + | + | + | | | | | |
| P. granulatum Bainier | | | | | | | | |
| P. herquei Bainier et Sartory | | | | | | | | |
| P. humili van Beyma | | | | | | | | |
| P. janthinellum Biourge | + | | | | | | | |
| P. jensenii Zaleski | | + | | | | | | |
| P. implicatum Biourge | | | | | | | | |
| P. lanosum Westling | | | | | | | | |
| P. luteum Zukal | + | | | | | | | |
| P. multicolor Gilman et Abbott | + | + | | | + | | | |
| P. nigricans Bainier et Thom | | | | | | | | |
| P. ochro-chloron Biourge | + | | + | | + | + | | |
| P. oxalicum Thom | | + | + | | | | | |
| P. paxilli Bainier | | | | | | | | |
| P. piscarium Westling | + | | | | | | | |
| P. purpurogenum Stoll | | + | + | | | | | |
| P. raciborskii Zaleski | | + | | | | | | |
| P. restrictum Gilman et Abbott | | | | | | | | |
| P. ruqueforti Thom | | | | | | | | |
| P. roseo-purpureum Dierckx | | | | | | | | |
| P. rugulosum Thom | | | | | + | | | |
| P. simplitissimum (Oudem.) Thom | | | + | | + | + | | |
| P. spinulosum Thom | | | | | | | | |
| P. steckii Zaleski | | + | | + | | | | |
| P. stoloniferum Thom | + | | | | | | | |
| P. sublateritium Biourge | | | | | | | | |
| P. sp. | | | | | | + | | |
| P. tardum Thom | | + | | | | | | |
| P. terlikowskii Zaleski | | | | | + | | | |
| P. thomii Maire | | | | | | | | |
| P. turbatum Westling | | + | + | | | + | | |
| P. variabile Sopp. | | + | | | | + | | |
| P. verrucosum Dieckx v. cyclopium (Westl.) Samson, Stolk, Hadlok | + | + | + | | + | + | | + |
| P. verrucosum Dierckx | + | | | | | | | |
| P. vinaceum Gilman et Abbott | | | + | | | | | |
| P. waksmanii Zaleski | | + | | | | | | |
| P. wortmannii Klocker | | | | | | | | |
| Sporotrichum roseum Fr. | | | | | | | | |
| Trichoderma viride Pers. | + | + | + | + | + | + | + | + |
| T. koningi Oud. | + | + | + | + | + | | | |

| Буроземно-подзолистая | Бурая лесная | Светло-серая лесная | Серая лесная | Темно-серая лесная | Чернозем оподзоленный | Чернозем типичный | Чернозем глубокий малогумусный | Чернозем обыкновенный | Чернозем выщелоченный | Чернозем южный | Каштановая | Темно-каштановая | Чернозем карбонатный | Лугово-черноземная | Чернозем луговой |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | | | | | | | + | |
| | | | | | | | | + | | | | | | | |
| + | + | + | + | + | + | + | | | | + | | | | + | |
| | | | + | | | | | | | + | + | | | | |
| | | | | | | | | | | | + | + | + | + | |
| | | | | | | | | | | | | | | + | |
| + | | + | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| | | | | | + | + | | + | | + | + | + | + | + | |
| | | | | | | | | | | | | | + | | |
| | | | | + | | | | | | | | | | | |
| | | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| | | | | + | | + | + | + | | | | + | + | + | |
| | | | | | + | + | | + | | | | | | | |
| | | | | | | + | | + | | | | | | | |
| | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| + | | | + | + | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| | + | | | | | | | | + | + | + | + | | | |
| | | | | | | | | | | + | | | | + | |
| + | + | + | | | | + | + | + | + | + | + | + | | | |
| | | + | + | + | | | | | | | | | + | | |
| | | | | + | + | + | | | + | | + | + | + | | |
| | | + | | + | | + | + | + | | | | | | | |
| | | | | + | + | | | | | | | | | | |
| | | | | | + | | | + | | | | | + | + | |
| | + | + | + | + | + | | + | | + | + | | + | + | + | + |
| | | + | + | + | + | | + | | | | | | | | |
| | | | | | | | | + | | | | | | | |
| | | | | + | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | + | + | | | |
| + | + | | | + | | | | | | | | | | | |
| + | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| | | | | | | | | | | + | | | | + | |
| | | | | | | | + | | | | | | | | |
| | | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | | + | | | + |
| | | | | | | | | + | + | + | + | + | | | |
| | | | | | | | + | | | + | | | | | |
| + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |

| [Вид гриба | Дерново-слабоподзолистая | Дерново-среднеподзолистая | Дерново-среднеподзолистая глеевая | Дерново-среднеподзолистая ожелезненная | Дерново-сильноподзолистая | Дерновая оподзоленная | Дерновая оподзоленная поверхностно оглеенная | Дерново-карбонатная |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Trichotecium roseum Lk. | + | + | + | + | + | | | + |
| Семейство Dematiaceae | | | | | | | | |
| Aureobasidium pullulans (De Bary) Arnaud | | | | | | + | + | |
| Alternaria dianthi Stevans | | | | | | | | |
| A. radicina Maier, Drechsler et Eddy | | | | | | | | |
| A. alternata (Fr.) Keissler. | + | + | + | + | + | + | | + |
| Bispora betulina (Corda) Huges | | | | | | | | |
| Cladosporium sphaerospermum Penz | + | + | + | | | | | |
| C. epiphyllum (Pers.) Mart. | | | | | | | | + |
| C. gossipicola Pidopl. et Deniak | + | + | + | | | | | |
| C. herbarum (Pers.) Lk. | | | | | | | | |
| C. hordei Btuhne | | | | | | | | |
| C. cladosporioides (Fres.) de Vries | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Helminthosporium sativum Pam. Ring et Bakke | | | | | | | + | + |
| Humicola fuscoatra Tragen | | | | | | | | |
| H. grisea Tragen | | + | | | | | | |
| H. nigrescens Omwik | + | | | | | | | |
| Humicola sp. | + | + | + | | | | | |
| Mammaria sp. | | | | | | | | |
| Monodyctis sp. | | | | | | | | |
| Oidiodendron griseum Robak | | | | | | | | |
| Stemphilium botriosum Wallr. | | | | | | | | |
| S. ilicis Tengwall | | | | | | | | + |
| S. sarciniforme (Cov.) Wiltsch. | + | | | | | | | |
| Trichocladium asperum Harz | | | | | | | | |
| T. sp. | | | | | | | | |
| Семейство Tuberculariaceae | | | | | | | | |
| Cylindrocarpon destructans (Kins) Scholten | | | | | | | | |
| Fusarium avenaceum (Fr.) Sacc. | | | | | | | | |
| F. culmorum (Sm.) Sacc. | | | | | | | | |
| F. gibbosum App. et Wr. | + | + | + | + | + | | | |
| F. jvanicum Koorders | | | | | | | | |
| F. lateritium Ness | | | | | | | | |
| F. moniliforme Sheld. v. subglutinans Wr. et Rg. | | + | + | | | + | + | + |
| F. oxysporum Schlecht. v. orthoceras (App. et Wr.) Bilai | | + | | + | + | + | + | |

| Буроземно-подзолистая | Бурая лесная | Светло-серая лесная | Серая лесная | Темно-серая лесная | Чернозем оподзоленный | Чернозем типичный | Чернозем глубокий малогумусный | Чернозем обыкновенный | Чернозем выщелоченный | Чернозем южный | Каштановая | Темно-каштановая | Чернозем карбонатный | Лугово-черноземная | Чернозем луговой |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | | |
| + | + | | | | | | | | | | | | | | + |
| | | | | | | | | | | | | + | + | | |
| | | | | | | | | + | + | + | | + | | | |
| + | | | + | + | + | + | + | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | + | |
| + | | + | + | + | + | | | | | + | + | + | + | + | + |
| + | + | + | + | + | | | | | | | | | | | |
| | + | + | + | + | | | | | | + | | | | | |
| | | | | | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| + | + | + | + | + | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| + | | | | | + | | | | | + | | | | | |
| | | | | | | | | | | | + | + | + | + | |
| | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | | | | | + | | | | | | | + | + | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | + |
| | | | | | | | | | | | | | | | + |
| | | | | | | | | | | | | | | + | |
| + | + | | | | | | | | | + | | + | + | + | |
| + | + | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | + | + | | | | | | |
| | | | | | + | | | | | + | | + | + | + | |
| | | | | | + | | + | | | | | + | | | + |
| | | | | | | | | | | + | | | | | |
| | | | | | | | | | | | + | + | + | | |
| | | | | | | | | | | | | + | | | |
| | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | | | |
| | | | | | + | + | | | | | | | + | + | |
| | | | | | | | | | | | + | + | | | |
| | | | + | + | | | | | + | + | | | | | |
| + | | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | | + | |
| | | + | + | + | + | + | + | | + | | + | + | + | + | + |

| Вид гриба | Дерново-слабоподзолистая | Дерново-среднеподзолистая | Дерново-среднеподзолистая глеевая | Дерново-среднеподзолистая ожелезненная | Дерново-сильноподзолистая | Дерновая оподзоленная | Дерновая оподзоленная поверхностно оглеенная | Дерново-карбонатная |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| F. solani (Mart.) Appl. et Wr. | | | | | | | | |
| **Порядок Melanconiales** | | | | | | | | |
| Pestalotia hartigii Tubeuf | | | | | | | | |
| **Порядок Sphaeropsidales** | | | | | | | | |
| Coniothyrium fuckelii Sacc. | | + | + | + | + | | + | |
| Phoma pomorum Thum | | | | | | | | |
| Ph. sp. | | | | | | | | |
| Mycelia sterilia (Rhizoctonia) | + | | | | | | | |

происхождению почвах Украины. В то же время из 56 видов, выделенных нами из почв плодовых насаждений Украины, 26 не встречались в почвах Молдавии. Кроме того, виды, встречаемость которых ограничивалась одной или двумя почвами в Молдавии, оказались широко распространенными в почвах плодовых насаждений Украины. К ним относятся P. decumbens и P. purpurogenum.

Сравнение качественного состава грибов рода Penicillium полевых (Пидопличко и др., 1962) и садовых почв республики показало, что отдельные виды, широко распространенные в полевых почвах, оказались обычными и в почвах под садами. К ним относятся P. verrucosum var. cyclopium, P. jensenii, P. rugulosum, P. waksmanii и др. В то же время P. aculeatum, P. clavigerum, P. kursanovii, P. charlesii, P. rubrum и др., выявленные указанными авторами в полевых почвах, нами не были обнаружены. В свою очередь, C. epiphyllum был характерен для дерново-карбонатной почвы, Bispora betulina — лугово-черноземной, Trichocladium asperum — чернозема выщелоченного, а Trichocladium sp. выделен из чернозема южного.

Грибы рода Stemphilium чаще изолировались из почв южных зон садоводства Украины и постоянно встречались в черноземах и темно-каштановых почвах. Только из почв, которые в той или иной степени подвержены процессу оподзоливания, выделялись Cladosporium gossipicola, C. cladosporioides, C. herbarum, Helminthosporium sativum и Humicola sp.

Грибы рода Fusarium в исследованных почвах представлены 8 видами. Причем, если 6 из них встречались в черноземных и каштановых почвах, то в оподзоленных почвах только 3: F. gibbosum, F. moniliforme var. subglutinans и F. oxysporum v. orthoce-

| Буроземно-подзолистая | Бурая лесная | Светло-серая лесная | Серая лесная | Темно-серая лесная | Чернозем оподзоленный | Чернозем типичный | Чернозем глубокий малогумусный | Чернозем обыкновенный | Чернозем выщелоченный | Чернозем южный | Каштановая | Темно-каштановая | Чернозем карбонатный | Лугово-черноземная | Чернозем луговой |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | | | | | + | | | |
| | + | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | + | + | + | | | | + | | + | | | | |
| | | | | | | | | | | + | + | + | | | |
| | | | | | | | | | | | | | + | + | |
| | | | | | | | | | | | | | | | + |

ras. Последние два вида оказались доминирующими в исследованных почвах. Более часто они выделялись из почвы и ризосферы яблони, больной известковым хлорозом и некрозами листьев. Под такими деревьями также повышалось количественное содержание грибов рода Fusarium (Павленко, Элланская, 1975). Было отмечено увеличение содержания грибов рода Fusarium при задернении почвы в садах, особенно многолетними злаковыми травами. При этом только из таких почв были выделены Fusarium avenaceum и F. solani. Грибы рода Trichoderma встречались во всех исследованных почвах, где доминировал T. viride, а T. koningi был приурочен к дерново-подзолистым почвам. Представители других родов грибов выделялись в небольшом количестве и были характерны для отдельных почв (см. табл. 16).

Если в итоге сравнить почвы плодовых насаждений по численности всех выделенных видов грибов, то они располагаются в следующем убывающем порядке: чернозем южный, темно-каштановая почва, лугово-черноземная, каштановая, чернозем оподзоленный, чернозем обыкновенный, чернозем карбонатный, темно-серая лесная, дерново-среднеподзолистая, серая лесная, дерново-слабоподзолистая, чернозем типичный, чернозем выщелоченный, чернозем глубокий малогумусный, буроземно-подзолистая, бурая лесная, светло-серая лесная и т. д. Наименьшее количество видов грибов (15) выделено из дерново-среднеподзолистой глеевой ожелезненной почвы. В то же время, если сравнить почвы одного или разного генетического происхождения с одинаковым или близким числом видов грибов, то можно убедиться в специфическом их сочетании. Например, бурая лесная и буроземно-подзолистая почвы содержали 37—40 видов грибов, общими же для них оказались только 25 видов. Из чернозема южного и темно-каштановой

8 3—2875

почвы выделено 65—66 видов, из них общими были только 38, т. е. 58,4 %.

Отмечена приуроченность отдельных видов грибов только к ризосфере яблони, что обусловлено селекционирующим влиянием этого растения на микофлору. О таком влиянии других культур имеются многочисленные данные в литературе. Кроме того, изменение состава видов грибов, приуроченных к ризосфере яблони в зависимости от зон ее произрастания, свидетельствует о влиянии на них и экологических факторов. Например, Mucor griseo-cyanus, M. strictus, Aspergillus oryzae, Penicillium citrinum и др. встречались в ризосфере яблони и не выделялись из почвы вне ризосферы. В свою очередь, из ризосферы яблони, произрастающей на дерново-подзолистых почвах, изолированы Penicillium lanoso-coeruleum, P. luteum, P. multicolor, а для культуры, произрастающей на черноземных и каштановых почвах, общими оказались только Penicillium citrinum и Fusarium moniliforme v. subglutinans.

Таким образом, проведенные исследования показали, что почвы плодовых насаждений заселены грибами на большую глубину, хотя максимальное содержание их характерно для верхнего горизонта. Существенно увеличивается численность грибов в ризосфере яблони. Выявлена проуроченность отдельных видов грибов к определенным почвам, глубинам, а также ризосфере яблони. Сравнительный анализ микофлоры одинаковых по генезису почв, но занятых однолетней растительностью и плодовыми культурами, показал специфичность микофлоры последних.

## МИКРОМИЦЕТЫ ПОЧВ ЗАПОВЕДНЫХ СТЕПЕЙ

Изучение почвенных грибов в биогеоценозах заповедных территорий представляет значительный интерес с точки зрения экологического мониторинга. Установление динамики смены отдельных компонентов под влиянием естественных факторов в замкнутой экологической системе позволяет прогнозировать формирование отдельных ассоциаций, а также дает возможность сравнивать процессы с участием консументов и редуцентов, обитающих в обрабатываемых почвах (Частухин, 1953; Мишустин, Пушкинская, 1960; Носова, Мальцева, 1973; Черемисинов, 1973; Шварц, 1973; Галстян, 1974; Быстрицкая, Осычнюк, Генов, 1975; Кириленко, Артышкова, 1975; Нанагюлян, 1979; Сизова, Бабьева, 1981).

Заповедные степи могут служить моделью для иллюстрации вывода В. И. Вернадского (1967) о превосходстве масштабов преобразования природы человечеством по сравнению с геологическими факторами, и в особенности о роли человечества в ускорении эволюции видов. При освоении новых земель и распахивании целинных участков степей необходимо учитывать весь комплекс микроорганизмов, в том числе почвенных грибов, принадлежащих к различным классам (Мишустин, Рунов, 1957; Литвинов, 1960; Звягинцев, 1966; Domsch, Gams, 1970, 1972).

Заповедные степи представляют значительный интерес и как биотоп, в котором растения развиваются с определенной периодич-

ностью, приуроченной к вегетационным сезонам, т. е. могут быть эталонами оценки изменений в отдельных ярусах биоценоза (Митрофанова, 1953; Симонян, Барсегян, 1974; Придня, 1981). Степи рассматривают как растительную формацию, способную существовать очень длительный срок, в течение которого наблюдаются закономерности в смене одних биоценозов другими (Вильямс, 1922). Почвенные грибы как компоненты геобиоценозов находятся в функциональной зависимости от многих факторов, в том числе от растительности, так как именно растения служат для них источником питания или местом обитания (субстратом). Характерной чертой степных экосистем является накопление и минерализация огромных масс травянистой растительности. Принимая активное участие в разложении растительных остатков, почвенные грибы как редуценты влияют на накопление различных веществ, которые играют значительную роль при возобновлении растительного компонента биоценоза (Гузев и др., 1980). Кроме того, условия существования в степных биоценозах отличаются определенной жесткостью и к ним приспособлены только некоторые виды, у которых эволюционно возникли соответствующие свойства (Шапошников, 1976).

В последнее время в связи с исследованиями космических пространств огромное внимание уделяется изучению микроорганизмов, в том числе грибов, в наземных экстремальных условиях. Особый интерес представляют в этом отношении биоценозы пустынь, степей и т. п. На основании изучения особенностей микофлоры таких почв считают возможным создать модель для изучения формирования микофлоры различных планет (Мурзаков, 1972, 1974).

Микробная жизнь на Земле в основном сосредоточена в поверхностном слое — почве. Несмотря на жесткость условий существования и целый ряд особенностей сезонного характера, связанного с наличием и распределением влаги в воздухе и почве, степные почвы не исключение в этом отношении. Среда обитания является уникальным объектом, в котором сосредоточена сумма экстремальных факторов, непосредственно воздействующих на микроорганизмы. Эти факторы, не изменяя генотип, вместе с тем могут влиять на фенотипическое выражение (Самцевич, 1955; Склягина, 1967; Скворцова и др., 1973; Красилов, 1976; Мирчинк, 1973; Дубини, Алтухов, 1977).

Грибы в почве существуют в конкретных микроэкологических условиях, химический, физический, минералогический и биогенный факторы которых значительно различаются. Такая гетерогенность почвенных условий затрудняет исследования влияния отдельных факторов на биогенные процессы. Вместе с тем экстраполяция усредненных данных, полученных при изучении микрообразцов почвы, позволяет выявить основные механизмы действия физико-механических параметров на жизнедеятельность грибов данного типа почвы (Бреус, Михновская, 1976). Подобный подход дает возможность рассматривать происходящие в степных почвах микро-

биологические процессы как производные суммы факторов, главным из которых служит влажность (Мирчинк, 1976).

Специфической чертой степных заповедников является развитие высшей растительности, связанное с количеством влаги, но практически выражающееся в летнем периоде покоя, обусловливаемом пересыханием (Тахтаджан, 1978; Черноземы СССР, 1981). Весенний период вегетации начинается в степных почвах в разные сроки, в зависимости от зоны и климатических условий каждого года, но продолжительность его повсеместно не более 2—2,5 месяцев. За это время выпадает в среднем 25—60 мм осадков, что вместе с зимними запасами влаги не может обеспечить завершение полного цикла вегетации эфемеров.

Период летнего биологического покоя начинается с высыхания почвы в верхнем горизонте до воздушно-сухого состояния. Дальнейшее глубокое пересыхание почвы приводит к полной «сухой» консервации, продолжающейся 3,5—7 месяцев. Осадков выпадает в среднем 10—30 мм. Осенний период вегетации очень непродолжителен — всего 2—3 недели, причем нельзя его сравнивать с полноценным весенним, так как он проявляется только в некотором возобновлении жизнедеятельности, длящемся очень ограниченное время.

В создании благоприятных условий для развития микофлоры важную роль играет пустынная растительность. В основном она представлена ксерофитами различных типов. Сложные остатки растений, а также продукты их биогенной и абиогенной трансформации служат питательным субстратом для различных групп грибов (Наплекова, 1974а, б).

Не менее важно и влияние корневых выделений растений, используемых грибами как фактор роста. В ризосфере создаются также более благоприятные условия влажности (Badurova, Badura, 1967; Mishra, Kamal, 1972; Конопленко и др., 1979; Оразов, Овезова, 1979). Установлена прямая связь между влажностью почвы и количеством грибов в ней. Повышение влажности только на 1 % сопровождается повышением численности грибных зародышей на 10 %. Вообще говоря, период, когда почвенная влага является единственным регулятором биогенности почвы, можно считать периодом равновесия органических и биологических компонентов почвы (Eiker, 1970; Mehrotra, Kankar, 1972).

Высушивание почвы вызывает гибель многих видов микроорганизмов. Показано, что гибель клеток зависит от длительности высушивания: максимум отмечен в первые 1—3 недели. По отношению к высушиванию различают три группы микроорганизмов:

устойчивые (грибы, актиномицеты), их относительное содержание в почве увеличивается по отношению к общему числу микроорганизмов;

малочувствительные (денитрификаторы и микроорганизмы, растущие на среде с почвенной вытяжкой);

чувствительные к высушиванию (микроорганизмы, разрушающие железоорганические соединения) (Мурзаков, 1974).

Важное значение для защиты грибов от высушивания имеют почвенные слои, причем с глубиной их эффективность возрастает. Интенсивная деятельность почвенной микофлоры проявляется в степных и пустынных почвах приблизительно на глубине 20—25 см. На этот факт указывал еще В. Г. Успенский, который сделал вывод о том, что в северных и более увлажненных районах жизнь «прижата» к поверхности, в то время как в сухих легких щелочных почвах грибы обнаруживаются в нижних слоях (Мурзаков, 1976). Современными исследованиями показано, что общая численность микроорганизмов в песчаных почвах выше в более глубоких слоях (30—50 см), чем в поверхностных (0—16 см). Бактерии и актиномицеты преимущественно развиваются в верхних слоях, а грибы — в более глубоких (Курсанов, Шкляр, 1938; Кулик, 1956; Литвинов, Щербина, 1958; Клевенская, 1961; Ластинг, 1962; Клевенская, Наплекова, Гантимурова, 1970; Марценюк, Мазилкин, 1972).

Длительное время считалось, что в пустынных и степных почвах грибная флора или вообще отсутствует, или крайне бедна. Однако исследования засушливых почв, проведенные в разных странах, показали, что микофлора в различных типах почв степей и пустынь представлена значительным количеством видов аспергиллов и пенициллиев (Chandhuri, Sachar, 1934; Naim, 1967; Waheeb, Yusef, 1968; Dayal, Cupta, 1970; Moubasher, Mazen, 1972; Oner, 1970; Rai, Agarwal, Tewari, 1972; Youssef, 1974; Barkai-Golan e. a., 1977).

В условиях континентального климата летом по сравнению с весной численность грибных зародышей резко уменьшается, со второй половины осени постепенно увеличивается и достигает максимума между зимним и весенним периодами. Доминантным родом по численности является Penicillium, затем Aspergillus. Самая малочисленная группа такырных почв — род Fusarium, виды которого наиболее чувствительны к сезонным колебаниям и к условиям аэрации почв (Овезова, Оразов, 1979; Upadnyay, Bharat, 1979).

Грибы и актиномицеты при влажности, не превышающей максимальную гигроскопичность, вызывают процессы аммонификации, или биологического связывания минеральных азотных соединений, причем наиболее активны они в верхних слоях почвы. В природных условиях в почвенном слое имеются две части органического вещества — усваиваемая ксерофитными грибами и актиномицетами и недоступная им. Для минерализации последней нужна симбиотическая или метаболическая деятельность грибов и бактерий (Наплекова, 1974а, б). Поскольку бактерии требуют большей влажности, чем грибы, то в подобных условиях деятельность последних значительно активизируется (Гребенюк, 1970; Мусич, 1975; Билай, Мусич, 1979).

Специфика таких консорций обусловлена и вегетирующей в тот момент высшей растительностью. В ризосфере пустынных растений, произрастающих на светлых сероземах Чатского массива юго-западной части Туркменистана, преобладающими оказались виды аспергиллов (A. ochraceus, A. sclerotiorum, A. candidus),

пенициллиев (P. funiculosum, P. lanoso-coeruleum) и клядоспориев (Cl. engatulum), а также встречались представители родов Cephalosporium, Fusarium и мукоральных (Конопленко и др., 1979).

Степная зона УССР — это район с наименьшей относительной влажностью воздуха на территории Украины. Относительная влажность воздуха колеблется здесь в пределах 30—60 % и увеличивается лишь на побережье. Характерные отрицательные черты климата этой зоны — ярко выраженная засушливость, частые суховеи, резкая неустойчивость основных метеорологических элементов (Рослинність УРСР, 1972).

Основной тип почв — черноземы обыкновенные, занимающие северные и центральные районы степи. Они образовались под пологом разнотравно-типчаково-ковыльных ассоциаций в условиях теплого и умеренно засушливого климата. Почвообразующей породой служат лессы тяжелосуглинистого и легкосуглинистого механического состава. Наличие речных долин, сложной сети оврагов и балок, искусственных лесных массивов, полезащитных лесополос создают большое количество микроклиматических вариантов внутри этой зоны (Пачосский; 1926; Иванова, Розов, 1959; Кисель, Полупан, Другова, 1974). Травянистая растительность, карбонатность почвообразующих пород и благоприятные климатические условия обеспечивают в этом районе значительное количество гумуса (4—5 %), достаточную насыщенность почв двухвалентными основаниями, особенно Са, а также нейтральную реакцию почвенного раствора и выщелоченность за пределами корнеобитаемого слоя водорастворимых токсичных для растений солей — хлористого и сернокислого натрия, соды и т. д. (Гаврик, 1975).

Разнообразие физико-географических условий отдельных районов степной зоны УССР привело к формированию на ее территории различного растительного покрова. На этом основании выделяют три подзоны: разнотравно-типчаково-ковыльную, типчаково-ковыльную и полынно-типчаково-ковыльную. В настоящее время исконная степная растительность сохранилась только в заповедниках, а также небольшими участками по склонам балок и опушкам лесов (Білик, Брадис, 1962; Білик, 1973). Украинский государственный степной заповедник был организован в 1961 г. Общая площадь его — 1634,4 га. В его состав вошли заповедники «Хомутовская степь», «Каменные могилы» и «Михайловская целина».

Заповедник «Хомутовская степь» — это 1028 га целины, которая осталась в Новоазовском районе Донецкой области. Она представляет собой южный вариант разнотравно-типчаково-ковыльной степи, где сохранилось много редких и интересных растений, в том числе приазовских эндемов,— всего 528 видов. Ценность этой степи заключается в том, что она сохранена до наших дней в таком виде, какой была в прошлые столетия (Ланько, 1968; Шупранов, Шупранова, 1979).

Заповедник «Каменные могилы» расположен в Куйбышевском районе Запорожской области (100 га) и в Володарском районе

Донецкой области (304 га). Он представляет интерес не только в плане флоры и фауны, но и в ландшафтном отношении. Это — горная страна в миниатюре, уникальный фрагмент горного ландшафта на степной равнине. По происхождению представляет собой отчленение Азово-Подольского щита. Заповедник расположен на высоте 300 м н. у. м. Характерной флористической особенностью этого заповедника является соединение типичной растительности разнотравно-типчаково-ковыльных степей с растительностью отслоений кристаллических пород. В составе растительности отслоений сохранились реликтовые элементы. Живая коллекция этого заповедника насчитывает 442 вида высших растений (Панова, 1975, 1976).

В степных заповедниках уже в течение более двух десятков лет проводятся планомерные стационарные исследования флоры и растительности заповедников. В условиях заповедных степей и степных биоценозов изучались консортивные связи фитофильных грибов различных таксонов: мучнисторосяных, ржавчинных и афиллофоровых. Особенно хорошо изучены мучнисторосяные в сухих и полупустынных степях Казахстана (Литвинов, Щербина, 1958; Литвинов, 1960) и сухих степных участках Армении (Симонян, Барсегян, 1974), Южного берега Крыма (Васильева, 1960), а также степных биоценозов УССР, в том числе заповедниках «Каменные могилы» и «Хомутовская степь» (Морочковский, 1956, 1957; Дудка и др., 1976; Смицкая и др., 1976), для которых изучены напочвенные афиллофоральные грибы (Солдатова, 1975).

По данным геоботаников, продуктивность фитоценозов «Хомутовской степи» составляет 2—10 т/га, причем масса корней в 2—6 раз превосходит надземную фитомассу (Быстрицкая и др., 1975). В связи с этим исследовались процессы разложения целлюлозосодержащих субстратов как почвенными грибами (Мусич, 1977), так и бактериями (Андреюк и др., 1979). Сделана попытка установить степень зависимости целлюлозоразрушающих микроорганизмов в почве от ряда экологических факторов (Мятликова и др., 1976; Андреюк и др., 1979а; Мятликова, 1981). Удалось показать, что в почве заповедных участков частота встречаемости видов Penicillium, Monilia и Dematium больше, а в окультуренных — меньше (Пидопличко и др., 1975; Пидопличко, Коваль, 1977; Коваль и др., 1977; Элланская, Редчиц, 1975).

Список почвенных грибов заповедника «Каменные могилы» насчитывает всего 46 видов (табл. 17). Наибольшее количество видов приурочено к глубинам 5—10 и 15—20 см: к ассоциациям разнотравно-типчаково-ковыльной (плакорный участок) — 6 видов, типчаковой — 9, разнотравно-типчаково-ковыльной — 6, пырейноволосистой — 6 видов.

Список почвенных грибов заповедника «Хомутовская степь» более многочислен и насчитывает 61 вид. Преобладающими были виды Aspergillus, Penicillium, Mucor, Cladosporium. Наименьшее количество грибов обнаружено на глубине 0—2, а также 45—50 см, наибольшее — 15—20, 25—30, 35—40 см. Наибольшее количество

**Таблица 17. Приуроченность видов грибов, обнаруженных в почвах заповедника «Каменные могилы», к различным ассоциациям и глубинам, см**

| Вид гриба | Разнотравно-типчаково-ковыльная, глакорный участок | Разнотравно-типчаково-ковыльная петрофитная | Вязель пестрый | Типчак с примесью пырея волосистого | Пырейноволосистая | Типчаковая с близкой гранитной подошвой и моховым покровом |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **Класс Zygomycetes** | | | | | | |
| Mucor pusillus Lindr. | | | | | | 25—30 |
| **Класс Ascomycetes** | | | | | | |
| Chaetomella sp. | 15—20 | | | | | |
| Melanospora sp. | | | | | 15—20 | |
| **Класс Deuteromycetes** | | | | | | |
| Aspergillus amstelodami (Mang.) Thom et Church | | 25—30 | | | | |
| A. effusus Tiraboschi | | 5—10, 15—20 | | | | |
| A. ochraceus Wilhelm | | 25—30 | | | | |
| A. terreus Thom | | | | | | 15—20 |
| A. versicolor (Vuill.) Tiraboschi | 5—10 | | 5—10 | | 15—20 | 15—20 |
| Cephalosporium glutineum Kamyschko | | | 35—40 | | 45—50 | |
| Fusarium gibbosum App. et. Wr. | | | | | | |
| Penicillium catenatum Scott | 15—30 | | 5—10 | 35—40 | 25—30 | 15—20 |
| P. fractum Udagava | 25—30 | 5—10 | 5—10 | 15—20 | 5—10 | 15—30 |
| P. fellutanum Biourge | | 15—20 | | | | 25—30 |
| P. chermisinum Biourge | | | 15—20 | | | |
| P. freguentans Westl. | 15—20 | | | | | |
| P. spinulosum Thom | | | | 15—20 | | |
| P. trzebinskii Zaleski | | | 25—30 | | | |
| P. sclerotiorum Biourge | 15—30 | | | | | |
| P. thomii Maire | | 25—30 | | 25—30 | | |
| P. janthinellum Biourge | 25—30 | | 15—20 | | 15—20 | 25—30 |
| P. canescens Sopp. | | 15—20 | | | 15—30 | |
| P. waksmanii Zaleski | 15—20 | | 15—30 | | | |
| P. raciborskii Zaleski | | 15—30 | | | | |
| P. citrinum Thom | 5—10 | | | 15—20 | | 25—30 |
| P. pallidum Smith | | 15—30 | | | | |
| P. lanosum Westl. | 5—10 | | | 15—20 | | 25—30 |
| P. brevi-compactum Dierckx | 5—10 | | | | | |
| P. oxalicum Curril et Thom | 15—30 | | | | | 15—30 |
| P. cyclopium Westl. | | | | | | |
| P. crustosum Thom | 15—30 | | | | | |
| P. puberulum Bain. | 25—30 | | | | | 15—30 |
| P. urticae Bain. | | 5—10 | | | | |
| P. corymbiferum Westl. | | | 15—20 | | | |

| Вид гриба | Разнотравно-типчаково-ковыльная, глакорный участок | Разнотравно-типчаково-ковыльная петрофитная | Вязель пестрый | Типчак с примесью пырея волосистого | Пырейноволосистая | Типчаковая с близкой гранитной подошвой и моховым покровом |
|---|---|---|---|---|---|---|
| P. funiculosum Thom | 15—20 | | | | | |
| P. purpurogenum Stoll. | | | | | 5—10 | |
| P. tardum Thom | | 15—20 | | 5—10 | | |
| Spicaria violacea Abbott | 15—20, | 15—20 | | 5—10 | 5—10, | 5—10 |
| | 25—30 | | | | 25—30, | 5—10 |
| | | | | | 35—40 | |
| S simplicissima Oudemans | | | | | | 5—10 |
| Trichotecium roseum Lk. ex Fr. | 15—20 | | | | | |
| Rhinocladiopsis vesiculosa Kamyschko | 5—10 | 15—20 | | | | 5—10 |
| Verticillium album (Preuss) Pidopl. | | | | | | |
| Cladosporium brevi-compactum Pidopl. et Deniak | | | | | 5—10 | |
| Cl. gossypicola Pidopl. et Deniak | | | | | | 5—10, 15—20 |
| Cl. transchelii Pidopl. et Deniak | | | 35—40 | | | 5—10 |
| Scopulariopsis brevicaulis (Sacc.) Bain. | | | | | 5—10 | 5—10 |
| Doratomyces medius (Sacc.) Corda | | | 35—40 | | | 15—20 |

видов приурочено к ассоциациям типчаково-ковыльной — 24 вида, стык ползучепырейной и узколистомятликовой — 15, безостокостровой — 17, дерезняковой — 14; для остальных ассоциаций характерно наличие 5—10 видов (табл. 18).

В микофлоре обоих заповедников преобладают пенициллии. Из 60 обнаруженных видов 30 (или 50 %) редко встречаются в других зонах и почвах УССР.

По видовому составу, приуроченности к определенным глубинам и ассоциациям обнаруженные пенициллии отличаются от флоры пенициллиев других районов не только УССР, но и СССР. Наличие мелкоспоровых и тонкогифальных форм характерно также для микофлоры Памира. Интересно преобладание мелковертициллятных пенициллиев среди секций Monoverticillata и Divaricata. Сравнительно небольшое число представителей секции Asymmetrica может рассматриваться как характерная черта заповедных почв, так как в окультуренных они обычно преобладают.

Особый интерес представляет наличие большего числа видов беспигментных и светлоокрашенных, чем в других зонах. Своеобразной чертой является также присутствие пенициллиев, имею-

Таблица 18. **Приуроченность видов грибов, обнаруженных в почвах**

| Вид гриба | Стык типчаково-ковыльной и дерезняковой | Безостокостровая | Дерезняковая | Стык костра безостого, пырея ползучего и мятлика узколистого | Мятликовая | Вика и пырей ползучий, центр |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **Класс Zygomycetes** | | | | | | |
| Absidia blakesleana Lendr. | | | | | | 35—40 |
| A. coerulea Bain. | | 5—20 | | | | |
| Choanephora trispora (Thaxber) Sinha | 5—20 | | 0—2 | | | 0—2, 35—40 |
| Mucor globosus Fischer | | | | | | |
| M. guillermondii Nadson et Philippov | | | | | | |
| M. pusillus Lindt. | 0—20 | 0—20, 35—40 | | 0—20 | | |
| M. reticulata v. Tiegh. et le Monnier | | | | | | |
| Rhizopus microsporum v. Tiegh. | | | | | | |
| Rh. nigricans Ehrenb. | 0—20 | 0—2 | 0—2 | 5—20 | | |
| Thamnidium elegans Lk ex Fr. | | | 0—2 | | | |
| **Класс Ascomycetes** | | | | | | |
| Chaetomium tortile Bain. | 5—20 | | | 5—20 | | |
| Gibberella sp. | | | | | | |
| **Класс Deuteromycetes** | | | | | | |
| Aspergillus amstelodami (Magn.) Thom et Church | | | | | | |
| A. effusus Tiraboschi | | | | | | |
| A. fischeri Wohmer var. glaber Fennel | | | 5—20 | | | |
| A. flavus Lk. ex Fr. | | | | | | |
| A. fumigatus Fres. | 5—20 | 35—40 | | 35—40 | 35—40 | |
| A. niger v. Tiegh. | | | | | 25—30 | |
| A. ochraceus Wilhelm | 25—30 | | 5—20, 35—40 | | | |
| A. oryzae (Ahlb.) Cohn | | | | 35—40 | | |
| A. versicolor (Vuill.) Tiraboschi | 20—50 | | | 5—10 | 35—40 | |
| A. wentii Wehmer | | | | | | |
| Botrytis terrestris Jensen | | 0—2 | | | | |
| Cephalosporium acremonium Corda | | | 5—20 | | | |
| C. asperum Marchal | | | 5—20 | | | |
| C. roseum Oud. | 5—10 | | | | | |
| C. roseo — griseum Saksena | | | | 5—20 | | |
| Gliocladium cholodnyi Pidopl. | | 5—20 | | | | |
| G. roseum (Link.) Bain. | 5—10 | | 5—20 | | | |
| Fusarium moniliforme Scheld. | | | | | 15—20 | |

заповедника «Хомутовская степь», к различным ассоциациям и глубинам (в см)

| Узколистомятликовая | Ползучепырейная | Безостокостровая с мятликом | Волосистопырейная | Типчаково-ковыльная | Стык ползучепырейной и безостокостровой | Ползучепырейная с мятликом | Стык ползучепырейной и узколистомятликовой | Стык волосистопырейной и типчаково-ковыльной |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | 5—20 | |
| | | 0—2 | | 0—2 | 0—2 | | 0—2 | |
| | | | | | 0—2 | | | |
| | | | | | 35—40 | | | |
| 0—10 | 0—2 | 0—2, 35—40 | | 5—20 | 0—2, 35—40 | | | |
| 5—20 | 5—20 | 35—40 | | | | | | |
| | 35—40 | | | | | | | |
| | | 35—40 | | | | 0—2 | | |
| | | | | 0—2 | | | | |
| | | | | | | | 25—30 | |
| | | | | | 35—40 | | | |
| | | | | | | | 45—50 | |
| | | | | | | | 35—40 | |
| 5—20 | 25—30 | | | 5—30 | 35—40 | 25—30 | 25—30 | |
| | 45—50 | | | 35—40 | | | | |
| 15—20 | 5—10 | 5—30 | 25—30, 45—50 | 25—50 | 15—40 | 5—20 | 5—20 | |
| | | | | 25—40 | | | | |
| | 15—30 | | | 25—30 | | | 15—20, 45—50 | |
| | | | | | | | 35—40 | |
| | | | | 5—20 | | | | 35—40 |

| Вид гриба | Стык типчаково-ковыльной и дерезняковой | Безостокостровая | Дерезняковая | Стык костра безостого, пырея ползучего и мятлика узколистого | Мятликовая | Вика и пырей ползучий, центр |
|---|---|---|---|---|---|---|
| F. moniliforme var. lactis Wr. et Rg | | | | | | |
| F. moniliforme var. subglutinaus Wr. et Rg. | | | | 15—20 | | |
| F. javanicum Koorders | | | | | 35—40 | |
| F. gibbosum App. et Wr. | 5—10 | | | | | |
| F. oxysporum Schl. | | | | | | |
| F. solani (Mart.) App. et Wr. | | | | | | |
| F. sporotrichiella Bilai (var. poal (Ph.) Bilai) | | | | | | |
| Monilia brunnea Gilman et Abbot | | 5—10 | | | | |
| Metarrhizium anisopliae (Metch.) Sor. | | | | | | |
| Monosporium flavum Bon. | | | 5—20 | | | |
| M. silvaticum Oud. | | 35—40 | | 35—40 | | |
| Mycogone nigra (Morgan) Jensen | | | | | | |
| Penicillium adametzi Zaleski | 5—40 | 15—20 | | 15—20 | 5—25 | |
| P. chermisinum Biourge | 5—10, 35—40 | | | | | |
| P. fellutanum Biourge | 15—20 | 15—20, 25—30 | 5—10 | | 15—20 | 25—30 |
| P. griseolum Smith | | | | | 35—40 | |
| P. restrictum Gilman et Abbot | 15—20 | 5—10 | | | | |
| P. roseo-purpureum Dierckx | | | | 15—20 | | |
| P. vinaceum Gilman et Abbot | | | | | | 15—20 |
| P. decumbens Thom | 15—30 | 15—20 | | 15—20 | | 15—30 |
| P. frequentans Westl. | | 15—20 | 35—40 | | 35—40 | 20—30 |
| P. implicatum Biourge | | | | 15—30 | | |
| P. lividum Westl. | | 25—30 | 35—40 | | | |
| P. spinulosum Thom | | | | | | 20—30 |
| P. sublateritium Biourge | | | | 15—20 | | |
| P. trzebinskii Zaleski | | | | | | |
| P. thomii Maire | | 25—30 | | 25—30 | | |
| P. sclerotium v. Beyma | | | 15—20 | | | |
| P. canescens Sopp. | 15—30 | | 15—20 | 35—40 | 5—20 | 5—10 |
| P. cyaneum (Bain et Sart.) Biourge | | | 15—20 | | | |
| P. janthinellum Biourge | 5—10 | 15—20 | | 15—20 | | 25—30 |
| P. lilacinum Thom | | | 15—20 | | | |
| P. melinii Thom | | | | 15—20 | | 25—30 |
| P. nigricans (Bain.) Thom | 5—10 | 5—10 | 35—40 | | 15—20 | 35—50 |
| P. ochroc hloron Biourge | | | 25—30 | | | |

| Узколистомятликовая | Ползучепырейная | Безостокостровая с мятликом | Волосистопырейная | Типчаково-ковыльная | Стык ползучепырейной и безостокостровой | Ползучепырейная с мятликом | Стык ползучепырейной и узколистомятликовой | Стык волосистопырейной и типчаково-ковыльной |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 35—40 | | | | 5—10 | | | | |
| | | | 15—50 | | | | | |
| 35—40 | | | | | | | | |
| | | | | 35—40 | | | | |
| | | | | | | | | 15—20 |
| | | | | 25—30 | | | | |
| | | | | 5—10 | | | | |
| 15—20 | 5—10 | 15—30 | | 5—10 | | | 15—40 | 5—10 |
| 35—40 | | | | | | | | |
| | 15—20 | 5—10 | | 25—30 | 15—20 | 25—30 | 5—40 | 45—50 |
| | | 5—10. | | | | | | |
| | | 25—30 | | | | | | |
| | | 25—30 | | | | 15—20 | | |
| | | | 15—30 | | | | | |
| | | | | 5—10 | | | | |
| 25—30 | | 25—30 | 15—20 | 15—20 | 15—20 | | | |
| | | | | | | | 5—10 | |
| | | 15—30 | | | 25—30 | | | |
| | | 35—40 | | 15—20 | | | | |
| | | | | | | 15—20 | | |
| | 25—30 | | | | | | 25—30 | |
| | | | 25—30 | | | 25—30 | | |
| 15—20 | | 25—30 | | | 45—50 | | | |
| | 25—30 | 25—30 | | 35—40 | 15—20 | 35—40 | | |
| | | | 35—40 | 15—20 | | | | 15—20 |
| | | | | 25—30 | | | | |
| | 35—50 | | 25—30 | | 25—30 | 25—30 | 15—20 | 15—20 |
| 15—20 | | 15—20 | | | | | | |

| Вид гриба | Стык типчаково-ковыльной и дерезняковой | Безостокостровая | Дерезняковая | Стык костра безостого, пырея ползучего и мятлика узколистого | Мятликовая | Вика и пырей ползучий, центр |
|---|---|---|---|---|---|---|
| P. raciborskii Zaleski | | 25—30 | | | 25—30 | |
| P. velutinum v. Beyma | | | | 25—30 | | |
| P. waksmani Zaleski | | | 20—25 | | | |
| P. citrinum Thom | | 25—30 | | | | |
| P. corylophylum Dierckx | 15—20 | | | | | |
| P. cyaneofulvum Biourge | | | | | | 35—40 |
| P. notatum Westl. | | | | | | |
| P. steckii Zaleski | 5—20 | | 25—30 | 25—30 | 35—40 | 25—50 |
| P. rolfsii Thom | | | | | | |
| P. aurantio-candidum Dierckx | | | | | | |
| P. caseicola Bain. | | | 5—10 | | | |
| P. lanoso-coeruleum Thom | | | | | 25—30 | |
| P. lanosum Westl. | 15—20 | | | | | 5—10 |
| P. pallidum Smith | | | | | 5—10 | 5—10 |
| P terrestre Jensen | | | 15—20 | 35—40 | | |
| P. brevi-compactum Dierckx | | 35—40 | | 15—20 | | 5—10 |
| P. casei Staub. | | | | | 15—20 | |
| P. digitatum Sacc. | | | 35—40 | | 25—30 | |
| P. oxalicum Currie et Thom | | 25—30 | | 5—10 | | |
| P. roqueforti Thom | | | | | | 25—3( |
| P. stoloniferum Thom | | | 15—20 | | | |
| P. crustosum Thom | 15—20 | | | 35—40 | | 25—30 |
| P. cyclopium Westl. | 15—20 | | 15—20 | | 25—30 | |
| P. puberulum Bain. | | | | 15—40 | | |
| P viridicatum Westl. | | 5—10 | | | | |
| P. corymbiferum Westl. | | | | | | 15—20 |
| P. urticae Bain. | | | | 35—40 | | |
| P. diversum Roper et Fennel | | | | | | |
| P. funiculosum Thom | | | 15—20 | | | |
| P. purpurogenum Stoll | | | | | | |
| P. rubrum Stoll | | 35—40 | | | 35—40 | |
| P. tardum Thom | | | | | | |
| P. varians Smith | | | | 15—20 | | |
| Rhinocladiopsis vesiculosa Kamyschko | 5—20 | | | 5—20 | | 0—2 |
| Spicaria simplicissima Oud. | | 35—40 | | 5—20 | | |
| Thielaviopsis basicola (berk. et Br.) Ferraris | | | | | | |
| Trichoderma lignorum (Todle) Harz. | | | | | | |
| Trichothecium laxicephalum (Kamyschko) Litvinov | 20—40 | | 5—10 | | | 0—2 |
| T. roseum Lk. ex Fr. | | | | | | |
| Trichosporium macrosporum Kamyschko | | | | | | |

*Продолжение табл. 18*

| Узколистомятликовая | Ползучепырейная | Безостокостровая с мятликом | Волосистопырейная | Типчаково-ковыльная | Стык ползучепырейной и безостокостровой | Ползучепырейная с мятликом | Стык ползучепырейной и узколистомятликовой | Стык волосистопырейной и типчаково-ковыльной |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | 25—30 | |
| | | | 15—20 | | 15—20 | | | |
| | 20—25 | | | | | | 35—40 | |
| | | | | | | | | 15—35 |
| | | | | | 35—40 | | | |
| | | | | 15—20 | | | | 15—20<br>35—40 |
| | | 35—40 | | | | | | |
| | | | 25—30 | | | 25—30 | | |
| 25—30 | | | | | | | | |
| | | | 15—20 | | | | | |
| | | | | | | 15—20 | | |
| | | | | | | | | 35—40 |
| | 25—30<br>5—10 | | | | | | | |
| | | | | 35—40 | | | 35—40 | |
| | | | 15—20 | | | | | |
| | | 35—40 | | 25—30 | | | | |
| | | | | 35—40 | | | | |
| | 25—30 | | | | 25—30 | | | |
| | | | | | | | | 15—20 |
| | | 15—20<br>25—30 | | 25—30 | | | | |
| 15—20 | | | | 15—20 | | 35—40 | | |
| | 5—10 | | | | | | | |
| | | | | | 15—20 | | | 35—40 |
| | | 15—20 | | 15—20 | | | | |
| | | | | | 25—30 | | | 35—40<br>15—20 |
| 35—40 | | | 25—30 | | | | | |
| 35—40 | | 15—20 | | | 15—20 | | | |
| | | | | 15—20 | | | 15—20 | |
| | 35—40 | | 25—30 | | | | | |
| | 0—20 | | | 5—20 | | | 25—30 | |
| | 35—40 | | | 5—20 | 45—50 | | | 35—40<br>5—20 |
| | | | | | | | 25—30 | |
| 5—20 | | | 0—2 | 5—20 | | | | 35—40 |
| 15—20 | | | | | | | | |
| | | | | | 35—40 | | | |

| Вид гриба | Стык типчаково-ковыльной и дерезняковой | Безостокостровая | Дерезняковая | Стык костра безостого, пырея ползучего и мятлика узколистого | Мятликовая | Вика и пырей ползучий, центр |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Dicoccum asperum (Corda) Sacc. | | | | | | |
| Cladosporium atrosperum Pidopl et Deniak | | | | | | |
| Cl. brevi-compactum Pidopl. et Deniak | | | 5—10 | | | |
| Cl. griseo-olivaceum Pid. et Deniak | | | | | | |
| Cl. oxysporum Berk. et Curt. | | | | | | |
| Cl. transchelii Pidopl. et Deniak | | | | | | |
| Cl. cladosporioides deVries | | | | | | |
| Stachybotrys atra Corda | | | | | | |

щих сумчатую стадию; они встречаются почти во всех ассоциациях и на всех глубинах.

Для большинства видов характерны отклонения в строении и размерах органов спороношения. Обычно наблюдались утончение стеригм, уменьшение размеров конидий, деформация кисточек, изменение структуры и размеров конидиеносцев и т. п. При выращивании отдельных изолятов пенициллиев на агаризованной среде Чапека колонии их становились ярче по сравнению с цветом колоний изолятов из других зон.

Наиболее часто выделялись Penicillium fellutanum, P. adametzii, P. decumbens, P. canescens, P. nigricans, P. stockii, P. casei и P. crustosum.

Редкими можно считать P. frequentans, P. citrinum, P. coryophyllum, P. rolfsii, P. roquefortii и P. varians. Все виды пенициллиев чаще встречаются на глубине 15—30 см.

Четко выражена приуроченность отдельных видов только к определенным ассоциациям. Так, для типчаково-ковыльной ассоциации отмечен 21 вид с преобладанием P. wortmanii, P. canescens, P. chermisinum; для волосистопырейной характерно наличие P. thomii, P. cyaneophulvum, P. citrinum; для дерезняковой — P. nigricans, P. janthinellum, P. lilacinum; для узкомятликовой — P. raciborskii, P. velutinum, P. stockii; для безостокостровой — P. coryophyllum; для ползучепырейной — P. rolfsii, P. tardum, P. purpurogenum, а для волосисто-пырейной — P. wortmanii, P. melinii и P. adametzi (табл. 18).

В пробах почв из заповедника «Каменные могилы» в разнотравно-типчаково-ковыльной ассоциации (плакорный участок)

| Узколистомятликовая | Ползучепырейная | Безостокостровая с мятликом | Волосистопырейная | Типчаково-ковыльная | Стык ползучепырейной и безостокостровой | Ползучепырейная с мятликом | Стык ползучепырейной и узколистомятликовой | Стык волосистопырейной и типчаково-ковыльной |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | | | 5—20 |
| | | | | 5—10 | | | | |
| | | | | | | | 25—30 | |
| 25—30 | | | | 5—10, 25—30 | | | 25—30 | |
| | | | | 25—30 | | | | |
| | 25—30 | | | 0—2 | | | | |

обычными были P. sclerotiorum, P. catenatum и P. cyclopium; из типчаковой с близкой гранитной подошвой и моховым покровом — P. fractum, P. crustosum, а из волосисто-пырейной — P. brevi-compactum и P. oxalicum.

Эти сведения не только коррелируют с данными для других зон, но и значительно расширяют наши представления о почвенной микофлоре заповедных степей.

## ВИДОВОЙ СОСТАВ ПОЧВЕННЫХ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ ПОЙМЕННО-ЛУГОВЫХ И ЛУГОВЫХ ПОЧВ УКРАИНЫ

Изучению микофлоры луговых и пойменно-луговых почв посвящены единичные исследования, проведенные в различных районах мира. Сведения по этому вопросу мы излагаем с учетом широты местности. Bissett и Parkinson (1979 а, б) изучали почвы альпийских лугов и тундры Аляски, используя современные методы количественной экологии. Установлено, что наиболее своеобразна микофлора ассоциации с преобладанием видов Bromus, различия в микофлоре грибов двух других ассоциаций были менее резкими. Характер ее зависел прежде всего от состава высших растений, следующее по значимости место занимали экологические факторы: температура и влажность. В пределах каждой ассоциации главным источником изменений была глубина почвенного горизонта, причем наиболее резкие изменения в видовом составе грибов происходили на поверхности почвы. В целом микофлора северных альпийских лугов характеризовалась наличием видов Penicillium:

P. janthinellum, P. restrictum, P. canescens и P. steckii, почти полным отсутствием видов семейства Dematiaceae и рода Fusarium, из мукоровых отмечалось постоянное наличие видов Mucor.

Cooke и Fournell (1960) установили, что почвы тундры Аляски характеризуются постоянным присутствием мукоровых грибов, кроме того, в них регулярно встречаются Trichoderma viride, P. expansum, P. implicatum, P. raistrickii. Cladosporium cladosporioides, F. oxysporum и Phoma terrestris. В дальнейшем было показано, что виды Cladosporium herbarum, Rhizopus nigricans и Chrysosporium sp. типичны для тундр Аляски (Flanagan, 1978).

Сравнительному изучению распространения видов рода Fusarium в луговых почвах Гренландии и прериях штата Миннесота (США) посвящено сообщение Kommedahl и соавт. (1975). В отличие от Bissett и Parkinson эти авторы обнаружили в почвах Гренландии около 10 видов Fusarium, из которых наиболее часто встречались F. graminearum, F. oxysporum и F. tricinctum. В прериях штата Миннесота преобладали F. oxysporum, F. solani и F. graninearum. Таким образом, в видовом составе грибов рода Fusarium заметных различий не обнаружено, однако количественные различия имели место.

Ряд публикаций посвящен изучению микофлоры луговых и пойменно-луговых почв на широте умеренного климата. Так, Gochenaur и Backus (1967) из поймы реки Висконсин (США) часто выделяли Mucor hiemalis, свыше 25 видов рода Penicillium, 12 видов семейства Dematiaceae, F. oxysporum, некоторые виды порядков Sphaeropsidales и Picnidiales.

Изучению вересковых лугов Англии посвящены работы Thornton (1956, а, б), Warcup (1951) и Sewell (1959). К особенностям таких луговых почв относятся постоянное присутствие видов Mortierella, из Penicillium — представителей секций Monoverticillata и Assymetrica; из темноокрашенных гифомицетов — C. herbarum, Humicola sp., Gliomastix convoluta, Oidiodendron fuscum; из светлоокрашенных Trichoderma viride и Gliocladium sp. Эти почвы бедны видами родов Fusarium и Aspergillus.

Для луговых почв Новой Зеландии, исследованных Ross (1960), характерны Rhizoctonium sp., Cylindrocarpon destructans, некоторые виды Fusarium.

В луговых почвах Австралии (McLennan et Ducker, 1960), так же, как и в луговых почвах Англии, постоянно встречаются виды родов Mortierella, Penicillium (P. nigricans, P. restrictum, P. fellutanum), C. herbarum, Alternaria fasciculata, Trichoderma viride. Таким образом, по видовому составу грибов эти почвы сходны.

В Советском Союзе исследованию микофлоры луговых почв Южного и Северного Сахалина посвящено сообщение Л. Н. Егоровой (1971). Параллельно приводятся данные по микофлоре лесных почв. В видовом составе родов Penicillium и Fusarium среди представителей семейства Dematiaceae не обнаружено специфических особенностей, присущих луговой микофлоре. В луговых почвах

этих мест часто отмечали виды Fusarium, Aspergillus clavatus, Humicola grisea. О характерных видах-индикаторах автор не упоминает.

Микофлора луговых растений Индии (штат Банарас) резко отличается от таковой умеренных и северных широт главным образом разнообразием видов рода Aspergillus (A. niger, A. japonicus, A. fumigatus, A. sulphureus, A. terreus), заметно более бедным составом видов Penicillium и Fusarium, появлением темноцветных гифомицетов Curvularia lunata и Stachybotrys aurantia.

Приведенные данные свидетельствуют об отсутствии видов-индикаторов, характерных для луговых почв. Изменения в микофлоре лугов наблюдались в связи с широтой местности и подтверждают ранее известные закономерности (Сизова, Парийская, 1955; Мишустин, Пушкинская, 1960; Камышко, 1962; Мирчинк, 1976; Билай, 1980).

Мы исследовали видовой состав грибов луговых почв в пойме рек Днепра, Десны, Ворсклы, Роси и Тетерева, в шести областях УССР, относящихся к трем почвенно-климатическим зонам: Полесью, Лесостепи и Степи. В зоне Полесья почвенные образцы отбирали в поймах Десны, Днепра и Тетерева; в лесостепной зоне — в поймах Ворсклы, Днепра, Роси; в степной зоне — в Херсонской и Крымской областях.

Изученные почвы были представлены песчаной, лугово-песчаной, дерново-глеевой, торфяно-глеевой, лугово-каштановой солонцеватой и черноземной. Почвенные пробы отбирали в период максимального цветения луговых трав на глубине 0—1, 2—5, 10—12 и 25—30 см. В общей сложности отобрано более 220 проб и выделено около 700 культур почвенных микроскопических грибов, которые после идентификации отнесены к 40 родам и 127 видам.

Посев почвенных образцов проводили с помощью метода последовательных разведений почвенной суспензии (Кириленко, 1973).

Количество грибных изолятов в посевах почвенных взвесей не превышало 200 тыс./г воздушно-сухой почвы и составляло в среднем ~50—100 тыс. изолятов в образцах, отобранных на поверхности почвы, ~30—50 тыс.— на глубине 2—5 и ~10—30 тыс. на глубине 25—30 см.

Характеристику микофлоры, входящей в состав почвенных луговых биогеоценозов, получали с учетом двух параметров: а) численности, или плотности, вида, которую рассчитывали в процентах количества изолятов определенного вида к общему числу изолятов, и б) встречаемости, которую выражали в процентах встречаемости данного вида к встречаемости всех выделенных из данного местообитания видов грибов. При сравнении луговой микофлоры разных почвенно-климатических зон УССР использовали количественный показатель: коэффициент сродства (*K*) Серенсена — Чекановского (Грейг-Смит, 1967). В идеальном выражении коэффициент сродства флоры одного биогеоценоза должен соответствовать 100 %. Однако очевидно, что флора двух участков, принадлежащих к одному био-

геоценозу, никогда не может полностью совпадать, и потому значения $K$ всегда будут менее 100 %. Снижение значения $K$ до 50 % и ниже свидетельствует о достоверности различий в сравниваемых величинах.

Микофлора пойменных лугов Днепра, Десны и Тетерева, относящихся к Полесской почвенно-климатической зоне, представлена 62 видами и 18 родами почвенных микроскопических грибов. Из них наиболее часто и во всех почвенных горизонтах встречались Penicillium purpurogenum, P. canescens, P. restrictum, P. lanosum, Trichoderma viride, Paecilomyces farinosus, P. lilacinum, Fusarium oxysporum, F. sambucinum, F. culmorum, Cladosporium cladosporioides, C. griseo-olivaceum, Humicola brevis, Mucor hiemalis, Zygorrhinchus moelleri и Mortierella alpina (табл. 19).

С увеличением глубины почвенного горизонта частота встречаемости видов рода Penicillium несколько увеличивалась за счет появления таких видов, как P. tardum, P. nigricans и P. decumbens, которые выделялись только из нижних горизонтов, а также P. lanosum, P. restrictum, P. purpurogenum и P. funiculosum.

Частота встречаемости видов порядка Mucorales, рода Fusarium и семейства Dematiaceae слабо изменялась с глубиной. Однако в поверхностном горизонте почвы доминирующее положение по встречаемости в основном занимали виды Mucorales и Fusarium, на глубине 2—30 см — виды Penicillium. Наряду с этим в подавляющем большинстве случаев наибольшее количество изолятов, выделенных с поверхности почвы, относилось к семейству Dematiaceae.

Видовой состав грибов луговых почв Полесья характеризуется обилием мукоровых, видов Penicillium и Fusarium. При этом последний представлен только 4 видами, но постоянно и в большом количестве; Penicillium — 18 видами, многие из которых приурочены к глубоким почвенным горизонтам. Виды Fusarium отмечались почти так же часто, но не в таком количестве, как мукоровые или пенициллии. Второе место по видовому разнообразию занимали виды семейства Dematiaceae (15 видов) и среди них род Cladosporium (5 видов). Таким образом, микофлоре Полесских лугов присущи следующие характерные особенности: обилие мукоровых грибов; среди видов Fusarium преимущественное распространение представителей секции Discolor; из видов Cladosporium — C. cladosporioides и C. griseo-olivaceum; из пенициллиев — P. restrictum, P. lanosum и P. purpurogenum; виды рода Aspergillus встречались в единичных случаях.

Микофлора пойменно-луговых почв лесостепной зоны несколько разнообразнее и представлена 81 видом (табл. 20). Ведущее положение в этом случае снова занимали виды родов Penicillium, Trichoderma, Fusarium, Cladosporium, представители семейства Dematiaceae и порядка Mucorales. Наиболее часто встречались виды Penicillium (19), из которых общими для всех почвенных горизонтов были P. waksmani, P. verrucosum var. cyclopium, P. restrictum, P. purpurogenum, а также Paecilomyces lilacinum.

Таблица 19. **Видовой состав грибов пойменно-луговых почв Полесья**

| Вид гриба | Процент встречаемости по горизонтам, см | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 0 | 2—5 | 10—15 | 25—30 |
| **Класс Zygomycetes** | | | | |
| **Порядок Mucorales** | | | | |
| Mucor sp. | 2,0 | 1,0 | 4,4 | 1,6 |
| M. hiemalis | 11,1 | 5,6 | 2,7 | 2,7 |
| Zygorrhinchus moelleri Vuill. | 5,0 | 12,2 | 1,6,6 | 14,7 |
| Mortierella alpina Peyronel. | 2,0 | 3,1 | 4,9 | 6,0 |
| Mortierella sp. | 0,5 | 2,0 | 2,4 | 1,1 |
| **Класс Deuteromycetes** | | | | |
| **Порядок Moniliales** | | | | |
| Семейство Mucedinaceae | | | | |
| Penicillium funiculosum Thom | 1,0 | | | 2,7 |
| P. raistrickii Smith | 1,0 | 0,5 | | |
| P. spinulosum Thom | 0,5 | | | |
| P. purpurogenum Stoll | 1,0 | 1,0 | 0,6 | 3,8 |
| P. canescens Sopp. | 0,5 | 1,5 | 0,6 | |
| P. wortmanni (Klock) Benjamain | | 0,5 | | |
| P. purpurogenum v. rubri-sclerotium Thom | | 1,0 | | |
| P. verrucosum Dierckx. var. cyclopium (Westl.) Samson, Stolk, Hadlok | | 1,0 | | |
| P. restrictum Gilman et Abott | | 3,6 | 2,7 | 3,8 |
| P. lanosum Westl. | | 0,5 | 1,2 | 2,2 |
| P. roseo-purpureum Dierckx. | | | 0,6 | |
| P. citrinum Thom | | | 0,6 | |
| P. vinaceum Gilman et Abbott | | | 0,6 | |
| P. decumbens Thom | | | | 0,5 |
| P. nigricans (Bain) Thom | | | | 0,5 |
| P. tardum Thom | | | | 0,5 |
| P.enicillium sp. | 6,1 | 12,2 | 13,8 | 11,9 |
| Aspergillus gracilis Bainier | 1,0 | | | |
| A. niger van Tieghem | | | 0,6 | 1,1 |
| A. versicolor (Vuill.) Tiraboschll | | | 1,2 | 0,5 |
| A. repens (Corda) Sacc. | | | | 1,1 |
| Aspergillus sp. | 1,5 | 0,5 | 0,6 | |
| Trichoderma koningi Oudem. | | 0,5 | | |
| T. harcianum Rifai | | | | 0,5 |
| Trichoderma sp. | 9,6 | 11,7 | 14,3 | 6,0 |
| Acremonium murorum (Corda) Gams | 0,5 | 1,0 | 0,6 | |
| Paecilomyces farinosus (Dickx. et Fr) Brown et Smith | | 0,5 | 0,6 | 0,5 |
| P. lilacinum (Thom) Samson | | 1,5 | 1,2 | 1,6 |
| P. marquandii (Massee) Hydhes | 0,5 | | | |
| Семейство Dematiaceae | | | | |
| Cladosporium sp. | 7,6 | 3,6 | 1,7 | 1,1 |
| C. cladosporioides (Fresen) de Vries | 1,5 | 2,5 | | 0,5 |
| C. griseo-olivaceum Pid. et Den. | 2,5 | 2,5 | 0,6 | 1,1 |
| C. linicola Pidopl. et Den. | 1,0 | | | 1,1 |
| C. hordei (Bruhne) | 1,0 | | | 1,1 |
| C. elegantulum Pidopl. et Den. | | | 0,6 | |
| Alternaria sp. | 5,0 | 2,5 | 1,2 | 1,1 |
| A. alternata Nees | | | 0,6 | 1.1 |
| Aureobasidium pullulans (DB) Berkh. | 3,0 | | 0,6 | 0,5 |

| Вид гриба | Процент встречаемости по горизонтам, см | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 0 | 2—5 | 10—15 | 25—30 |
| Humicola grisea Traaen | | 0,5 | | |
| H. brevis (Gilm. et Abb) Gilman | | 2,0 | 2,7 | 1,1 |
| Rhinocladium sporotrichoides Kamyschko | | | | 0,5 |
| Torula sp. | | | | 0,5 |
| Peyronella sp. | | | | 1,1 |
| Dematiaceae sp. | 8,1 | 7,1 | 4,4 | 4,4 |
| **Порядок Acervulales** | | | | |
| Fusarium sp. | 10,1 | 7,7 | 8,8 | 3,3 |
| F. oxysporum Schlecht emend. Snyd. et Hans. | 3,5 | 5,6 | 4,4 | 6,0 |
| F. oxysporum v. orthoceras (App. et Wr) Bilaj | 0,5 | 1,5 | | 0,5 |
| F. sambucinum Fuck | 2,0 | 0,5 | 2,7 | 3,2 |
| F. sambucinum var. minus Wr. | 1,0 | 0,5 | | |
| F. culmorum (W. G. Sm) Sacc. | 2,5 | 2,5 | 2,2 | 2,7 |
| F. avenaceum (Fr) Sacc. | 0,5 | | | |
| F. semitectum Berk. et Rav. | 0,5 | | | |
| F. sporotrichi ella Bilaj | | 0,5 | | |
| F. sporotrichiella var. poae (Ph.) Bilaj | 1,0 | | | |
| F. lateritium Nees | | | 0,6 | |
| Metarrhizium anisopliae (Metsch) Sorokin | 1,0 | | | |

Последние два вида характерны и для Полесья. Почти половина (9 видов) Penicillium была приурочена к глубоким почвенным горизонтам (15—30 см): P. nigricans, P. vinaceum и др. Частота встречаемости их значительно возрастала с глубиной (от 11,2 до 35—40 %). Аналогичная закономерность наблюдалась и в количественных показателях. Видовой состав Fusarium несколько богаче, чем в почвах Полесья, главным образом за счет видов секции Martiella.

Темноцветные гифомицеты доминировали на поверхности почвы по обоим показателям — частоте встречаемости и плотности вида. Количество и частота их выделения заметно уменьшались с глубиной. По сравнению с почвенными грибами Полесья несколько изменился видовой состав представителей семейства Dematiaceae главным образом за счет появления видов родов Curvularia, Stemphylium, Oidiodendron и Trichosporium.

Мукоровые грибы представлены в основном теми же видами, что и в полесских районах Украины, но и в Лесостепи они встречались значительно реже и в меньшем количестве. В пойменно-луговых почвах этой зоны отмечалось заметно больше видов Aspergillus.

Наиболее специфична луговая микофлора степных районов (табл. 21). Так, к определяющим группам этого сообщества относятся виды рода Aspergillus, который представлен 9 видами. Из них во всех почвенных горизонтах отмечались A. sulphureus,

Таблица 20. **Видовой состав грибов луговых почв Лесостепи УССР**

| Вид гриба | Процент встречаемости по горизонтам, см | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 0 | 2—5 | 10—15 | 25—30 |
| **Класс Zygomycetes** | | | | |
| **Порядок Mucorales** | | | | |
| Mucor sp. | 2,8 | 2,5 | 0,8 | 2,1 |
| M. hiemalis Wehmer | 12,8 | 8,0 | 5,3 | 3,8 |
| M. racemosus Fres. | | | 0,4 | |
| Rhizopus sp. | 1,2 | | | 0,4 |
| Mortierella sp. | | | | 0,8 |
| M. alpina Peyronel | | 1,2 | 0,4 | 3,4 |
| Zygorrhinchus moelleri Vuill. | 0,4 | 2,9 | 7,5 | 4,7 |
| **Класс Deuteromycetes** | | | | |
| **Порядок Moniliales** | | | | |
| Семейство Mucedinaceae | | | | |
| Penicillium funiculosum Thom | 0,4 | 0,8 | 7,1 | 2,1 |
| P. purpurogenum Stoll | 0,8 | 0,4 | | |
| P. canescens Sopp. | 0,8 | | | |
| P. waksmani Zal. | 0,8 | 2,9 | 2,7 | 3,8 |
| P. restrictum Gilman et Abbott | 0,4 | 2,4 | 4,9 | 4,2 |
| P. citrinum Thom | 0,4 | | 0,4 | |
| P. verrucosum Diersckx var. cyclopium (Westl.) Samson, Stolk, Hadlok | 0,4 | 0,4 | 0,4 | 0,4 |
| P. lanosum Westl. | | 0,8 | | |
| P. spinulosum Thom | 1,2 | 1,2 | 1,6 | |
| P. adametzi Zal. | | | 0,4 | 0,4 |
| P. wortmanii (Klock) Benjamin | | | 0,8 | 0,4 |
| P. aurantio-violaceum Biourge | | | 1,2 | 0,4 |
| P. purpurogenum v. rubri — sclerotium Thom | | | | 0,8 |
| P. Kursanovii Chalabuda | | | | 0,4 |
| P. nigricans (Bain) Thom | | | | 0,8 |
| P. vinaceum Gilman et Abbott | | | | 1,2 |
| P. varians Smith | | | | 0,4 |
| Penicillium sp. | 6,8 | 13,5 | 18,1 | 17 |
| Paecilomyces lilacinum (Thom) Samson | 0,4 | 2,1 | 2,7 | 2,5 |
| P. marquandii (Massee) Hughes | | | 0,4 | 0,8 |
| Aspergillus sp. | | | 0,4 | 0,4 |
| A. wentii Wehmer | 1,6 | 2,1 | 0,8 | 1,7 |
| A. niger van Tieghem | 1,2 | 0,4 | 1,6 | 0,8 |
| A. terreus Thom | | 0,4 | | |
| A. flavus Link. | | 0,4 | | |
| A. ustus Bainier | | 0,4 | | |
| A. fumigatus v. ellipticus Thom | | 0,4 | | |
| A. alliaceus Thom et Church | | | | 0,4 |
| A. pseudoglaucus Bloch. | | | | 0,4 |
| A. chevalieri (Mangin) Thom et Church | | | | 0,4 |
| Trichoderma sp. | 10,0 | 10,1 | 13,3 | 8,1 |
| T. harcianum Rifai | 0,8 | 0,8 | | |
| T viride (Pers.) et Gray | | 0,8 | 0,8 | |
| Acremonium strictum Gams | | 0,8 | | |
| A. murorum (Corda) Gams | | | 0,4 | |
| Hyalobotrys elegans Pidopl. | 0,4 | 0,4 | | |
| Gliocladium zaleski Pidopl. | | | 0,8 | |
| Botriotrichum piluliferum Sacc. et March. | | | | 0,8 |

| Вид гриба | Процент встречаемости по горизонтам, см | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 0 | 2—5 | 10—15 | 25—30 |
| **Семейство Dematiaceae** | | | | |
| Cladosporium sp. | 10,4 | 7,2 | 6,6 | 8,1 |
| Cl. cladosporioides (Fresen.) de Vries | 0,8 | 0,4 | 0,4 | |
| C. griseo-oilivaceum Pidopl. et Den. | 0,8 | | | |
| C. elegantulum Pidopl. et Den. | 0,8 | | | |
| C. hordei (Bruhne) | 0,8 | 2,9 | 0,4 | 1,2 |
| C. atroseptum Pidopl. et Den. | | | 0,4 | |
| Alternaria sp. | 5,2 | 2,4 | 1,8 | 0,8 |
| A. alternata Nees | 4,0 | 0,8 | 0,8 | 2,1 |
| A. circinans (Berk et Curt) Bolle | | | 0,4 | |
| Stemphylium ilicis Tengwall | 0,4 | | | |
| Aureobasidium pullulans (DB) Berkh. | 2,0 | 0,8 | | 0,8 |
| Curvularia lunata (Wakker) Boedijn | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,4 |
| C. geniculata (Tracy et Earle) Boedijn | | | 1,8 | |
| C. tetramera (McKinney) Boedijn | | | 0,8 | |
| Oidiodendron cerealis (Thumen) Barron | | | | 0,8 |
| Trichosporium nigricans Sacc. | | | | 0,4 |
| Peyronella sp. | 0,8 | 0,4 | | |
| Dematiaceae sp. | 8,4 | 7,2 | 3,1 | 6,4 |
| **Порядок Acervulales** | | | | |
| Fusarium sp. | 12,4 | 12,7 | 10,6 | 8,1 |
| F. heterosporum Nees | 0,8 | 0,8 | | |
| F. graminearum Schwabe | 1,6 | 1,6 | 0,8 | 0,8 |
| F. lateritium Nees | 1,6 | 0,8 | 2,2 | 1,7 |
| F. avenaceum v. herbarum (Corda) Sacc. | 0,4 | | | |
| F. sporotrichiella v. poae (PH) Bilaj | 0,4 | | | |
| F. oxysporum Schlecht emend. Snyd. et Hans | | 0,8 | 1,2 | |
| F. oxysporum v. orthoceras (App. et Wr) Bilaj | | 0,8 | 1,2 | |
| F. solani v. argillaceum (Fr) Bilaj | 0,4 | | | |
| F. javanicum Koord. | | | 0,8 | 1,7 |
| F. moniliforme Sheld. | | | 0,4 | |
| F. solani (Mart) App. et Wr. | | | 1,2 | 1,2 |
| F. sambucinum Fuck. | 0,4 | | | |
| Metarrhizium anisopliae (Metsch) Sorokin | 0,8 | | 0,4 | |
| **Порядок Coremiales** | | | | |
| Stysanus microsporus Sacc. | | | | 0,4 |
| **Порядок Sphaeropsidales** | | | | |
| Phoma sp. | 0,4 | | | 0,4 |
| Coniothyrium sp. | | | 0,8 | |
| Sordaria fimicola (Rob) Ces. et De Not. | | 0,4 | | |

Таблица 21. **Видовой состав грибов луговых почв Степи**

| Вид гриба | Процент встречаемости по горизонтам, см | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 0 | 2—5 | 10—15 | 25—30 |
| **Класс Zygomycetes** | | | | |
| **Порядок Mucorales** | | | | |
| Mucor hiemalis Wehmer | 4,4 | 2,2 | 2,2 | 2,2 |
| Mortierella alpina Peyronel | | 8,8 | 8,8 | 4,4 |
| Mortierella sp. | | | 2,2 | |
| Rhizopus sp. | 4,4 | 4,4 | 2,2 | |
| Mucor sp. | | | 10,0 | 10,0 |
| **Класс Deuteromycetes** | | | | |
| **Порядок Moniliales** | | | | |
| Семейство Mucedinaceae | | | | |
| Penicillium rubrum Stoll. | 1,4 | | | |
| P. variabile Sopp. | 1,4 | 2,2 | | |
| P. decumbens Thom | 1,4 | | | |
| P. funiculosum Thom | 7,2 | 2,2 | 3,0 | |
| P. canescens Sopp. | 4,3 | 17,4 | 8,8 | 2,8 |
| P. purpurogenum Stoll. | | 13,0 | 16,2 | |
| P. roseo-purpureum Dierkx. | | | | 2,8 |
| P. spinulosum Thom | | | | 1,4 |
| Penicillium sp. | 1,4 | 4,3 | 1,5 | 8,3 |
| P. Bilaji Chalabuda | | 2,2 | | |
| P. phoeniceum v. Beyma | | | | 1,5 |
| P. restrictum Gilm. et Abbott | | | | 1,5 |
| P. rugulosum Thom | | | | 1,5 |
| P. waksmani Zal. | | | | |
| Paecilomyces lilacinum (Thom) Samson | | 8,7 | | 3,0 |
| P. marquandii (Massee) Hughes | | | | 1,5 |
| Aspergillus sp. | | 8,7 | 8,8 | |
| A. flavipes (Bain et Sart.) Thom et Church | 1,4 | 4,3 | | 1,4 |
| A. versicolor (Vuill.) Tiraboschi | 1,4 | | | 1,4 |
| A. niger van Tieghem | 4,3 | 10,7 | 6,0 | |
| A. elegans Gasperini | | 2,2 | | |
| A. fumigatus Fres. | | 2,2 | | 1,4 |
| A. sulphureus (Fres) Thom et Church | | 4,3 | 4,5 | 1,4 |
| A. wentii Wehmer | | 2,2 | 3,0 | 1,4 |
| A. repens (Corda) Sacc. | | | | 1,4 |
| Trichoderma sp. | 1,4 | 6,5 | | |
| Acremonium vitis Catt. | | 2,2 | | |
| Семейство Dematiaceae | | | | |
| Cladosporium sp. | 5,8 | 4,3 | 4,5 | 2,8 |
| Cl. cladosporioides (Fresen.) de Vries | 1,4 | 4,3 | 6,0 | 2,8 |
| Cl. hordei Bruhne | 1,4 | | | |
| C. atroseptum Pidopl. et Den. | 1,4 | 2,2 | 1,5 | |
| C. linicola Pidopl. et Den. | | | | 4,2 |
| Alternaria sp. | 2,8 | | | |
| A. alternata Nees | | 2,2 | 1,5 | 1,4 |
| Stemphylium ilicis Tengwall | 1,4 | | | 1,4 |
| Aureobasidium pullulans (de Bary) Berkh. | 4,3 | 2,2 | 1,5 | |
| Oidiodendron cerealis (Thumen) Barron | | | 3,0 | 1,4 |
| Humicola grisea Traaen | | | | 2,8 |
| Peyronella sp. | 11,6 | | 1,5 | 1,7 |
| Dematiaceae sp. | 15,9 | 8,7 | 4,5 | 2,8 |

| Вид гриба | Процент встречаемости по горизонтам, см | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 0 | 2—5 | 10—15 | 25—30 |
| **Порядок Acervulales** | | | | |
| Fusarium sp. | 1,4 | 4,3 | 4,5 * | 2,8 |
| F. oxysporum Schlecht emend. Snyd. et Hans. | 2,8 | | | |
| F. sambucinum Fuck | 7,7 | 8,7 | | |
| F. sambucinum v. minus Wr. | 4,3 | 2,2 | | |
| F. gibbosum Appl. et Wr. emend. Bilai | 1,4 | | | |
| F. solani (Mart.) App. et Wr. | | 2,2 | | |
| F. moniliforme v. subglutinans Wr. et Rg. | | | 1,5 | |
| Cylindrocarpon sp. | 2,2 | | | 1,4 |
| **Порядок Coremiales** | | | | |
| Stysanus medius Sacc. | | | 1,5 | |
| Phoma sp. | | 4,3 | | |
| Coniothyrium tennae Died. | | | | 1,4 |
| Mycelia sterilia | | | | |
| Sclerotium durum Pers. | | | | 1,4 |

A. niger и A. wentii. Наибольшая встречаемость видов этого рода наблюдалась на глубине 5—15 см.

На первом месте по встречаемости и плотности видов, за исключением поверхностных слоев почвы, находится род Penicillium, специфическими только для этой зоны оказались виды P. rubrum, P. variabile, P. rugulosum, P. bilayi, P. phoeniceum. Наибольшая встречаемость отмечена на глубине 2—5 см, наибольшая плотность видов — на глубине 10—30 см. Шесть видов рода Fusarium были явно приурочены к верхним почвенным горизонтам, количество их большей частью не превышало 20—25 %. Виды семейства Dematiaceae, как и в предыдущих случаях, доминировали на поверхности почвы по встречаемости и плотности. Исключение составляли виды рода Cladosporium, среди которых чаще всего регистрировали C. cladosporioides и C. atroseptum. Очень часто при посевах выделялись виды рода Peyronella, не отмеченные в областях Полесья и Лесостепи. Значительно реже и в меньшем количестве в степных луговых почвах встречались виды порядка Mucorales, из них чаще всего — Mortierella alpina. При оценке полученных результатов использовали коэффициент Серенсена—Чекановского, который находили, сравнивая списки видов, полученных при изучении разных почвенно-климатических зон Украины:

$$\frac{\text{Лесостепь}}{\text{Степь}}\ 40{,}6 \qquad \frac{\text{Лесостепь}}{\text{Полесье}}\ 47{,}6 \qquad \frac{\text{Полесье}}{\text{Степь}}\ 42{,}0 \qquad \frac{\text{Лесостепь *}}{\text{Полесье *}}\ 33{,}3$$

* Сравнение списка видов, выделенных на поверхности почвы.

Значение *К* было наибольшим (47,6 %) при сравнении микофлор лесостепных и полесских луговых почв и наименьшим при сравнении почв Лесостепи и Степи. Выявленные различия зависели от широты исследуемой местности и потому связаны с изменением комплекса метеорологических условий, среди которых ведущее место принадлежало температурному режиму и влажности. Очевидно, что нарастание неблагоприятных для развития грибов почвенных условий наблюдается в степной почвенно-климатической зоне, что, по-видимому, и обусловливает ее специфичность. Кроме того, режим температуры и влажности наименее стабильны в поверхностном горизонте почвы и на ее поверхности, где к нему присоединяется еще световое воздействие. Вот почему микофлора поверхности почвы в районах Лесостепи и Полесья различается более резко.

В наших исследованиях подтверждены ранее известные закономерности широкого распространения обычно встречающихся групп почвенных грибов. Так, в наиболее северных районах Полесья постоянно и в больших количествах выделялись мукоровые грибы. В более южных степных районах заметно увеличивается количество и частота встречаемости видов рода Aspergillus, появляются новые роды семейства Dematiaceae, не встречавшиеся в полесских районах. От севера к югу изменялся видовой состав рода Fusarium (виды секции Discolor в Полесье и секции Elegans на юге).

Полученные нами сведения совпадают с приведенными выше данными литературы. Мы не обнаружили заметных качественных различий в составе микофлоры, например, луговых и окультуренных почв в пределах одной почвенно-климатической зоны (Пидопличко и др., 1962, а, б, в; Жданова, 1963). Достоверные качественные различия в составе микофлор разных почвенно-климатических зон обнаружены только при сравнении.

## МИКРОМИЦЕТЫ ПОЧВ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ

Исследование микофлоры почв сосновых насаждений представляет интерес в нескольких аспектах. Сосна — сравнительно быстрорастущая древесная порода, она является ценным сырьем для химической, фармацевтической и ряда других промышленностей, и поэтому сосновые культуры с каждым годом занимают все большие площади. Сосна оказывается иногда в новых, неестественных для нее экологических условиях. В связи с этим важно и необходимо знать закономерности формирования и существования биогеоценозов, основной лесообразующей породой которых является сосна. Важную роль в формировании таких биогеоценозов играют микроорганизмы, в частности почвенные грибы.

Сосна по сравнению с другими древесными породами хорошо растет на старопахотных почвах, т. е. бывших под сельскохозяйственными культурами и утратившими плодородие ввиду длительной эксплуатации. Однако монокультуры сосны, выращиваемые на таких почвах, становятся восприимчивыми к корневой губке —

Fomitopsis annosa (Fr.) Karst, которая переходит от сапрофитности к паразитизму и тем самым наносит значительный ущерб лесному хозяйству во всем мире. Вопросы, связанные с проблемой корневой губки, вызвали также целую серию исследований микрофлоры почв сосновых насаждений.

Создание сосновых насаждений в различных экологических условиях во многих географических зонах позволяет проводить интересные сравнительные исследования микрофлоры. Обилие таких работ по сравнению с исследованиями микрофлоры, например, дубовых, березовых и других насаждений позволяет выявлять общие закономерности формирования ассоциаций микроорганизмов и высших растений и в конечном итоге появится возможность определить закономерности формирования и существования биогеоценозов как целостных, саморегулируемых систем.

Микофлоре почв сосновых лесов посвящена многочисленная литература. На Украине такие исследования проводил в конце шестидесятых годов Н. В. Гребенюк (1968, 1969, 1970, 1971). Он изучал микофлору подстилки и почвы сосновых лесов Центрального Полесья Украины. Всего автором выделено и идентифицировано 166 видов и две разновидности, принадлежащие к 44 родам классов Zygomycetes, Ascomycetes и Fungi imperfecti.

Наибольшее количество видов грибов, выделенных в исследованных почвах, относится к роду Penicillium, за ним следуют роды Mucor, Oidiodendron, Aspergillus, Paecilomyces, Cladosporium и Mortierella. Наиболее распространены виды Penicillium frequentans, P. raistrickii, T. koningi и M. isabellina. По данным автора, многие виды грибов приурочены к определенным типам соснового леса, но Trichoderma koningi, например, встречается в подстилке всех типов сосняков и в большинстве типов почв. Механический состав и степень увлажненности почв также влияют на распространение грибов. С увеличением глубины почвенного профиля частота встречаемости и содержание в почве зародышей большинства видов обычно снижаются.

Интересны полученные автором данные о зависимости видового состава грибов от травяного покрова почвы. Так, микофлора чабрецово-лишайникового бора намного разнообразнее микофлоры верескового бора, что находится в прямой зависимости от обилия и разнообразия травяного покрова этих сосняков. Однако в других случаях видовой состав травяного покрова не оказывает влияния на распространение микромицетов (например, M. longicollis и M. isabellina).

По мнению автора, одинаковые фитоценозы имеют одинаковую или очень сходную микофлору, в одинаковых почвах с разным видовым составом травяного покрова видовой состав микромицетов различен, он богаче в почвах с более разнообразным травяным покровом.

М. Т. Еникеева и соавт. (1970) исследовали микофлору Ярославской области в сосняках четырех типов (мшисто-лишайниковый, кислично-черничный, долгомошник и черничник). По их дан-

ным, наибольшее число грибных зародышей содержит почва сосняка-черничника. При этом следует учесть, что реакция (pH) почвы в сосняке-черничнике более кислая, чем в остальных типах сосняков.

Авторы идентифицировали 50 видов грибов, принадлежащих к 14 родам. Наибольшее число общих видов содержат почвы сосняков долгомошника и черничника (13 видов), что, по-видимому, объясняется близким по составу подростом и наземным покровом. По их наблюдениям, наиболее обильны в ризосфере сосны во всех типах сосняков представители родов Penicillium, Trichoderma, Cladosporium и Mucor.

Из грибов рода Penicillium наиболее часто и в значительных количествах в ризосфере сосны всех типов сосняков встречается P. thomii. Чаще других в ризосфере сосны распространены пенициллии из секции Monoverticillata-stricta; обильны и пенициллии из подсекции Asymmetrica-Divaricata, что согласуется с ранее опубликованными сведениями (Сизова, 1961). Обобщая полученные данные, автор делает вывод, что виды двух групп пенициллиев (Monoverticillata-stricta и Asymmetrica-Divaricata) и Mucor ramannianus характерны для ризосферы сосны. Вообще же, по их мнению, в конкретных случаях видовой состав определяется всей экологической обстановкой.

В. Ф. Непомилуев и соавт. (1971), изучавшие микофлору серых лесных почв, считают, что тип почвы, глубина почвенного профиля и сезон играют очень важную роль в качественном и количественном составе микофлоры. Максимальное количество грибов наблюдается в наиболее теплые и влажные месяцы, уменьшаясь с глубиной почвенного профиля. И по их данным, наиболее распространены виды Penicillium, Trichoderma, Mucor и Fusarium.

Е. С. Лисина-Кулик (1968), изучавшая микофлору разных почв Латвийской ССР, считает, что тип почвы, ее свойства и характер травяного покрова играют более значительную роль в распространении микофлоры, чем климатические условия и фактор зональности.

D. Parkinson и I. Balasooriya (1967) при исследовании микофлоры почв 40-летних насаждений сосны в Англии изучали целый комплекс факторов, имеющих важное значение в распространении грибов: pH, содержание органического углерода, влажность. По их данным, резкое изменение pH на глубине 8—10 см оказывает влияние на распространение грибов. Наиболее чувствительны к изменению pH Trichoderma viride и Cylindrocarpon destructans; Penicillium decumbens на него не реагирует. При переходе от кислой почвы к щелочной T. viride исчезала сразу, содержание C. destructans уменьшалось постепенно. Характерным видом для щелочной pH является M. alpina.

I. Schalin (1967, a), изучавший микофлору гумусового слоя почвы сосновых, еловых и березовых насаждений в Южной Финляндии, наибольшее количество грибов наблюдал в теплые летние месяцы. Грибы (например, Mucor), требовательные к повышенной

влажности, наиболее многочисленны в гумусе всех типов древостоев в начале лета и осенью. Представители родов Mortierella и Penicillium, предпочитающие сухие места, встречались особенно часто в середине лета. Первое место по частоте встречаемости занимали быстро растущие виды Mucor, Mortierella, Penicillium и Trichoderma. Несколько реже в гумусе всех насаждений встречались Scopulariopsis и Verticillium.

В другой работе I. Schalin (1967, б) отмечает, что микофлора лесной подстилки субарктических сосновых лесов довольно однообразна. Наиболее распространены грибы родов Mucor, Penicillium и Mortierella, причем встречаемость видов Mucor увеличивается с повышением влажности до 75 %. Виды Penicillium не переносят высокого содержания влаги. Грибы родов Mucor и Penicillium составляют около 90 % видового состава. Представители рода Trichoderma, разрушающие целлюлозу, встречались также довольно часто. Они быстро использовали питательную среду и были наиболее устойчивы к низким температурам. Среди грибов, активно разрушающих подстилку, оказались некоторые виды Pullularia и Verticillium, в несколько меньшей мере — грибы родов Scopulariopsis и Penicillium.

Кроме I. Schalin микофлору подстилки хвойных насаждений исследовали другие авторы. W. B. Kendrick (1963) показал, что доминирующими здесь являются Aureobasidium pullulans, Trichoderma viride, Mucor hiemalis и некоторые другие виды.

A. K. Sarbhoy (1964), изучавший микофлору на опавшей хвое сосны в Гималаях, также обнаружил среди наиболее распространенных видов Aureobasidium pullulans, Trichoderma viride и Penicillium funiculosum.

Длительное формирование биогеоценоза с преобладанием в нем определенных видов растений приводит к отбору и накоплению в почве определенных видов микроорганизмов. Подобные явления отмечали многие авторы для разнообразных биогеоценозов: М. А. Литвинов (1954), Н. А. Красильников (1958), О. П. Камышко (1962), Е. С. Булавская (1970), Т. С. Кириленко (1972), Т. Г. Мирчинк (1976), В. И. Билай (1977) и др. В естественных условиях подобный процесс влияния растительного покрова на почвенную микофлору наиболее полно проявляется в лесу, где происходит длительное воздействие на микофлору растительности одного и того же вида. M. Badurova и соавт. (1967) объясняют сходство почвенной микофлоры заповедников «Kamien slaski» и «Lesna woda» их аналогичными растительными ассоциациями.

А. П. Василяускас (1974), также считающий, что при формировании микробных ценозов в гумусовом горизонте почвы решающую роль играет тип растительности, установил, что примесь березы в сосняках резко повышает численность микофлоры. По его же данным, в старых лесных почвах под спелыми насаждениями сосны, по сравнению с более молодыми, численность микроорганизмов наименьшая.

К. Манька и соавт. (1971) указывают, что не всегда возраст соснового древостоя влияет на состав микофлоры. К. А. Гаврилов (1950) наряду с бактериями, актиномицетами и почвенной фауной изучал родовой состав грибов в дубовом, березовом, сосновом и еловом насаждениях на лесной опытной даче Тимирязевской сельскохозяйственной академии (ТСХА) и Тростянецком опытном лесхозе. Автор установил связь между свойствами почв лесонасаждений разного состава и населяющими их организмами. Почвы лиственных (дубового и березового) насаждений по сравнению с хвойными (сосновыми и еловыми) имеют более разнообразную микофлору и фауну, они богаче перегноем, азотом, фосфором, обладают лучше выраженной структурой и менее кислой реакцией. Приведенные им данные показывают, что почвы лиственных и хвойных насаждений по количеству грибов различаются в меньшей мере, чем по количеству бактерий. В почве под березой на лесной опытной даче ТСХА наблюдается резкое снижение числа грибов в поверхностном слое, некоторое увеличение их количества отмечено и в Тростянецком лесхозе. В почве под елью в том же лесхозе численность грибов заметно уменьшается.

Вопрос о том, в каких насаждениях (лиственных или хвойных) микофлора богаче, недостаточно выяснен. Не установлены также (Brandsberg, 1969) заметные различия в составе микофлоры в зависимости от вида хвойного дерева. R. A. Morrall и соавт. (1958), исследовавшие 10 типов лесных сообществ горного северного леса в Канаде, не установили связи между преобладающей древесной породой и сопутствующими ей видами грибов, но они отметили различие грибной флоры в зависимости от типа леса.

Андо Тацуо (1965), изучавший микофлору почвы 18 участков хвойных, смешанных и лиственных лесов Японии и установивший, что большинство выделенных видов относится к зигомицетам (Mucor, Mortierella) и несовершенным грибам (Trichoderma, Penicillium), отмечает наименьшее количество видов грибов в почвах хвойных лесов по сравнению с лиственными и смешанными. I. Schalin (1967, а), изучавший микофлору гумусового слоя в березовых, сосновых и еловых насаждениях Южной Финляндии, наоборот, наибольшую плотность грибов отметил в почве соснового древостоя, затем — елового и березового.

Т. П. Супрун и соавт. (1965) установили, что изменение состава ведущих форм почвенных грибов в еловом и березовом лесах при взаимной смене пород наблюдается примерно через 30 лет, хотя и после этого срока иногда обнаруживаются виды — эдификаторы предшествующей породы. Отмечено, что при замене породы дерева характерные для нее виды грибов вначале заселяют верхние горизонты почвы, грибы — эдификаторы предшествующей породы быстрее исчезают также из верхних слоев почвы, чем из нижележащих.

S. Kowalski и соавт. (1968), изучавшие микофлору верхушечной части корней сосны обыкновенной, установили 17 видов, специфичных для свежего бора (Aureobasidium pullulans, Penicillium

citreo-viride и др.) и 14 — для смешанного бора (Penicillium lanosum, P. godlewskii и др.). Наиболее характерны для всех изученных ими типов соснового леса Mortierella vinacea, Penicillium waksmani, Absidia spinosa и T. harcianum, т. е. все эти виды грибов, выделенные с верхушечной части корней сосны, типичны для почвенной микофлоры сосновых лесов.

Результаты этой работы идентичны данным D. Parkinson и соавт. (1969), установившим, что молодые корни взрослых сеянцев заселялись частично грибами из окружающей почвы, а частично — из микофлоры старых частей корневой системы.

**Микофлора сосновых насаждений, устойчивых и восприимчивых к корневой губке.** В Черниговской области исследования проводились в связи с проблемой корневой губки [Fomitopsis annosa (Fr.) Karst], поражающей хвойные и в особенности сосновые насаждения на больших площадях.

Показано (Ладейщикова, 1966; Попов, 1966), что наибольший ущерб корневая губка наносит монокультуре сосны на землях мелиоративного фонда (старопахотные почвы, т. е. почвы, ранее используемые под сельскохозяйственные культуры, пастбища, пески и пр.). В сосновых насаждениях, созданных на таких почвах, как правило, еще не сформировался весь комплекс биогеоценотических отношений и поэтому культуры находятся в иных условиях, чем сосновые насаждения, созданные на лесных почвах. Сосна на участках, находившихся ранее под сельскохозяйственными культурами, становится восприимчивой к корневой губке. Поражение сосны наблюдается и в насаждениях, созданных на лесных почвах, однако вследствие ряда причин оно не имеет характера эпифитотии, как это наблюдается в сосновых насаждениях на старопахотных почвах.

Эта проблема изучается около ста лет, но до сих пор не выяснены причины повышенной восприимчивости сосны к корневой губке на старопахотных почвах и не выработаны эффективные меры борьбы с ней, что усложняется особенностями биологии корневой губки, способной переходить от сапрофитного существования к паразитизму.

В связи с этим были проведены исследования микофлоры подстилки, почвы и ризосферы сосновых насаждений, устойчивых и восприимчивых к корневой губке, и изучение антагонистических свойств грибов по отношению к ней.

Стационарные пробные площади, или стационары, на которых отбирались образцы почвы для исследования микофлоры, расположены в Задеснянском лесничестве Новгород-Северского лесхозага Черниговской области в сосновых культурах на лесных и старопахотных почвах дерново-скрытоподзолистых, легкосупесчаных. Насаждения на лесных землях созданы по нераскорчеванным лесосекам с частичной обработкой почвы. На них сохранен самосев сосны и обычно хорошо развит подлесок из рябины, крушины и т. д. В насаждениях, созданных на пашнях, самосева, естественно, нет, подлесок отсутствует или встречается в виде единичных

экземпляров рябины, осины. Стационары на лесных землях отличаются обильным развитием травяного покрова (до 100 % покрытия), на старопахотных почвах травяной покров представлен единичными растениями (Улановский, 1975).

Стационары № 1, 3 и 5 расположены в устойчивых к корневой губке культурах сосны, созданных на свежих лесосеках, а парные им стационары (№ 2, 4 и 6) — в восприимчивых к корневой губке культурах сосны, созданных на старопахотных почвах.

Стационары заложены в сосновых насаждениях трех возрастных категорий в соответствии с характером развития поражения сосны корневой губкой: стадия, предшествующая поражению — II класс возраста, стационары № 1 и 2; стадия массового поражения — III класс возраста, стационары № 3 и 4; стадия затухания поражения — V—VI классы возраста, стационары № 5 и 6.

Таким образом, в насаждениях III—VI классов возраста имеются очаги усыхания сосны, но в насаждениях на лесных землях (стационары № 3 и 5) очаги представлены единичными деревьями и быстро затухают. В насаждениях на старопахотных почвах (стационары № 4 и 6) поражение сосны корневой губкой носит характер эпифитотии. К 60—70-летнему возрасту сосны болезнь затухает и в бывших очагах остаются деревья, устойчивые к корневой губке.

Образцы для исследования микофлоры отбирали в течение трех лет из подстилки ризосферы сосны и из почвенных слоев на глубинах 0—5, 10—15, 15—20, 25—30 и 45—50 см. На каждом из шести стационаров проведен шестикратный отбор образцов. Грибы выделяли методами глубинного посева водной суспензии подстилки, почвы и ризосферы в расплавленные сусло-агар и среду Чапека. Из подстилки и с корешков сосны грибы также выделялись при выращивании во влажной камере и с поверхности проросших и простерилизованных зерен конопли, инфицированных водной суспензией почвы.

При исследовании микофлоры стационаров выделено 108 видов грибов, относящихся к 32 родам трех классов. Список видов грибов представлен в табл. 22.

Идентифицировано 23 вида грибов порядка Mucorales, принадлежащих к шести родам. Самым многочисленным по количеству выделенных видов является род Mortierella — 9 видов. Шесть видов этого рода (M. alpina, M. parvispora, M. spinosa, M. marburgensis, M. hygrophila, M. elongata) выделялись в единичных случаях, в основном на приманках из конопли. Вторым по количеству выделенных видов является род Mucor — 6 видов, всего один раз выделен M. angulisporus.

За родами Mortierella и Mucor по численности выделенных грибов следуют роды Absidia, Zygorhynchus, Rhizopus и Cunninghamella.

Представителям порядка Mucorales присуща тенденция к большему распространению в почве, особенно в верхнем слое (0—5 см),

Таблица 22. Видовой состав микофлоры подстилки, почвы и ризосферы сосновых насаждений Задеснянского лесничества Новгород-Северского лесхоззага Черниговской области

| Вид гриба | Номер стационара | Место выделения гриба |
|---|---|---|
| **Класс Zygomycetes** | | |
| Mortierella isabellina Oudem. | 1, 3, 4, 5, 7 | п, пч, р |
| M. vinacea Dixon-Stewart | 3, 5, 6 | п, пч, р |
| M. longicollis Dixon-Stewart | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| M. alpina Peyronel | 1 | пч |
| M. parvispora Linnemann | 1, 3 | п, пч |
| M. spinosa Linnemann | 1, 2, 5 | п, пч |
| M. marburgensis Linnemann | 4 | п |
| M. hygrophila Linnemann | 1, 2 | пч |
| M. elongata Linnemann | 1, 2, 5 | пч |
| Absidia coerulea Bain. | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| A. glauca Hagem | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| A. cylindrospora Hagem | 3, 5 | пч |
| Rhizopus nigricans Ehrenb. | 1, 3, 4 | п, пч |
| Rh. arrhizus Fischer | 1 | п |
| Zygorhynchus moelleri Vuill. | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | пч, р |
| Zyg. heterogamus (Vuill.) Vuill. | 1 | пч |
| Mucor angulisporus Naumov | 6 | пч |
| M. ramannianus Moeller | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| M. jansseni Lendn. | 1, 2 | п, пч |
| M. corticola Hagem | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п |
| M. hiemalis Wehmer | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п, пч |
| M. circinelloides v. Tiegh | 1, 2 | п, пч |
| Cunninghamella echinulata (Thaxter) Thaxter | 2, 5 | пч |
| **Класс Ascomycetes** | | |
| Melanospora arenaria Fischer et Mont. | 2 | пч |
| Chaetomium undulatum Bain. | 1, 3, 4, 5 | п, пч |
| Ch. affine (Corda) Bain. | 1, 2, 3 | пч |
| Ch. tortile Bain. | 4 | п |
| **Класс Deuteromycetes** | | |
| Geotrichum candidum Link ex Pers. | 2 | п |
| Acremonium strictum Gams | 2, 4 | п, пч |
| Sporotrichum flavissimum Link. | 2, 4 | п, пч |
| Trichoderma hamatum (Bon.) Bain | 1, 4, 6 | пч, р |
| Tr. koningi Oudem. | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| Tr. viride Pers. ex Gray | 1, 2, 5, 6 | п, пч, р |
| Botrytis cinerea Pers. | 2 | п |
| Verticillium album (Preuss) Pidopl. | 6 | пч, р |
| Vert. lateritium Berkeley | 2, 3, 5 | п, пч, р |
| Gliocladium roseum Link | 3 | пч |
| Paecilomyces lilacinum (Thom) Samson | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | пч, р |
| P. marquandii (Massee) Hughes | 2 | пч, р |
| P. varioti Bain. | 1 | п, пч |
| Penicillium vinaceum Gilman et Abbott | 2, 3, 4, 5, 6 | пч, р |
| P. restrictum Gilman et Abbott | 1, 3, 4, 5 | пч, р |
| P. decumbens Thom | 2, 3, 5, 6 | п, пч, р |
| P. frequentans Westl. | 1, 2, 5 | пч, р |
| P. lividum Westl. | 6 | п, пч, р |

| Вид гриба | Номер стационара | Место выделения гриба |
|---|---|---|
| P thomii Maire | 1, 5 | п, пч, р |
| P. pinetorum Christensen et Backus | 5 | пч |
| P. arenicola Chalabuda | 1, 2, 3, 5 | пч, р |
| P janthinellum Biourge | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | пч |
| P ochro-chloron Biourge | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| P. raciborskii Zaleski | 1 | п, пч |
| P. godlewskii Zaleski | 1, 4 | пч |
| P. canescens Sopp. | 1, 2 | пч, р |
| P. melinii Thom | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | пч, р |
| P. nigricans (Bain.) Thom | 1, 2, 3 | п, пч |
| P. velutinum v. Beyma | 1, 2, 5 | пч, р |
| P. waksmani Zaleski | 1, 2, 3 | п, пч, р |
| P. chrysogenum Thom. | 1, 2, 3, 4, 6 | п, пч, р |
| P. camemberti Thom. | 1, 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| P. lanosum Westl. | 1, 2, 4, 6 | п, пч |
| P. roqueforti Thom | 3, 4 | пч |
| P. expansum Link | 1, 4, 6 | п, пч, р |
| P. verrucosum Dierckx var. cyclopium (Westl.) Samson, Stolk, Hadlok | 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| P. griseofulvum Dierckx | 3, 4 | п, пч, р |
| P. funiculosum Thom | 2 | пч |
| P. rubrum Stolle | 4 | пч |
| P. tardum Thom | 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| P. vermiculatum Dangeard | 2 | пч |
| Penicillium sp. 655 | 5 | пч |
| Penicillium sp. 801 | 6 | п |
| Penicillium sp. 422 | 3 | пч |
| P. severskii Schechovtsov | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п |
| Penicillium sp. 533 | 4 | п |
| Aspergillus repens de Bary | 1 | п |
| A. parvulus Smith | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| A. niger v. Tiegh | 1, 2, 3, 4, 5 | п, пч, р |
| A. oryzae (Ahlburg) Cohn. | 2 | пч |
| A. wentii Wehmer | 1 | п |
| A. versicolor (Vuill.) Tirab | 1, 4 | п, пч, р |
| A. nidulans (Eidam) Wint | 1, 2, 3 | пч |
| A. ustus (Bain.) Thom | 1, 2 | пч |
| Trichothecium roseum Link | 1, 2, 3, 5, 6 | п, пч |
| Aureobasidium pullulans (de Bary) Arnaud | 1, 2, 3, 4, 5, 6 | п |
| Arthriniums paheospermum (Corda) Ellis | 5 | п |
| Humicola grisea Traaen | 1, 2 | п, пч |
| Cladosporium macrocarpon Preuss | 1 | п |
| Clad. hordei Bruhne | 1, 2, 3, 5 | п, пч |
| Clad. griseo-olivaceum Pidopl. et Deniak | 1 | п |
| Clad. chryzanthemii Pidopl. et Deniak | 1 | п |
| Clad. cladosporioides (Fres.) de Vries | 1, 2, 4, 5, 6 | п, пч, р |
| Clad. atroseptum Pidopl. et Deniak | 2 | р |
| Trichocladium asperum Harz | 1, 3, 4 | п, пч, р |
| Curvularia interseminata (Berk. et Raven) Gilman | 3, 4 | пч |
| Alternaria alternata (Fr.) Keissler | 2, 3, 4, 6 | п, пч |
| Torula expansa Persoon | 5, 6 | п |
| Septonema chaetospira (Grove) Hughes | 1, 2, 3, 5, 6 | п |
| Eladia saccula (Dale) Smith | 4 | пч |

| Вид гриба | Номер стационара | Место выделения гриба |
|---|---|---|
| Cylindrocarpon destructans (Zins) Scholten | 2 | пч, р |
| Myrothecium catenulatum Pidopl. | 1, 5 | п |
| Fusarium sambucinum Fuck var. minus Wr. | 1, | п |
| F. culmorum (W. G. Sm.) Sacc. | 6 | п |
| F. oxysporum (Schlecht.) Snyd. et Hans | 1, 2, 3, 4 | п, пч, р |
| F. oxysporum (Schlecht.) Snyd. et Hans. var. orthoceras (Appl. et Wr.) Bilai comb. nova | 1, 2, 3 | п, пч, р |
| F. moniliforme Sheld. var. subglutinans Wr. et Rg. | 1, 3 | п, пч |

Примечание Здесь и в табл 31, 32 п — подстилка, пч — почва, р — ризосфера.

чем в подстилке. Из подстилки выделено 15 видов мукоральных грибов, из почвы — 20, из ризосферы — 7. Наиболее типичны для подстилки, почвы и ризосферы исследуемых стационаров Mortierella longicollis, Absidia coerulea, A. glauca, Zygorhynchus moelleri, Mucor ramannianus, M. corticola и M. hiemalis (Шеховцов, 1974).

Выделено лишь четыре вида грибов двух родов класса Ascomycetes. Столь незначительное количество видов сумчатых грибов объясняется, по-видимому, тем, что примененные методики не позволяют изолировать в полной мере представителей этого класса. Идентифицирован один вид, принадлежащий к роду Melanospora (M. arenaria), и три вида рода Chaetomium (Ch. undulatum, Ch. affine и Ch. tortile).

Грибы класса Fungi imperfecti — самая многочисленная группа по количеству выделенных и идентифицированных видов грибов — 81 вид, принадлежащий к 24 родам.

Из подстилки, почвы и ризосферы всех исследованных стационаров выделены грибы рода Trichoderma (T. hamatum, T. koningi и T. viride) — типичные почвенные грибы-сапрофиты. Trichoderma hamatum (Bon.) Bain обнаружена у нас в стране впервые (Шеховцов, 1975). Выделено около 250 штаммов Trichoderma, что позволило сделать некоторые выводы относительно их морфолого-культуральных особенностей. Отмечена большая изменчивость культуральных признаков штаммов вида T. koningi и особенно T. viride.

Их можно условно разделить на три культуральные группы: мицелиальную, спорулирующую и промежуточную. У T. koningi с увеличением срока хранения культур начинают преобладать штаммы мицелиальной группы и уменьшается количество спорулирующих штаммов. Варьируют также размеры и форма дерновинок. У T. viride кроме наличия трех культуральных групп отмечено варьирование в пигментации конидий и соответственно дерновинок: белый, желтый и зеленый цвета. Постоянными во всех

культуральных группах сохранились только форма и размеры спор и фиалид. У Т. hamatum внутривидовые культуральные различия незначительны.

Самым многочисленным по количеству выделенных видов из всех 32 родов является род Penicillium — 38 видов, пять из которых новы для науки. Один из них описан как P. severskii (Шеховцов, 1981а).

У некоторых видов пенициллиев отмечено наличие нескольких культуральных групп. У P. arenicola, например, имеются обильно и слабо спорулирующие культуры и промежуточные формы. У обильноспорулирующих культур P. thomii, P. severskii, Penicillium sp. 533 образуется мало склероциев и, наоборот, при обильном образовании склероциев обычно слабо развито спороношение.

P. janthinellum. P. ochro-chloron, P. melinii, Paecilomyces lilacinum, P. severskii обнаружены на каждом из шести стационаров и являются для них наиболее типичными из пенициллиев, причем P. melinii — единственный из Penicillium, обнаруженный и в ризосфере шести стационаров.

Из группы видов рода Aspergillus, обнаруженных на стационарах, два вида (A. parvulus и A. niger) выделялись часто, A. parvulus встречался на всех стационарах и выделено лишь 20 изолятов, представляющих шесть других видов этого рода. Asp. parvulus Smith в почвах СССР отмечен вторично, впервые для нашей страны он был обнаружен Н. М. Пидопличко и Т. С. Кириленко в 1969 г.

Семейство Dematiaceae на исследуемых стационарах представлено 15 видами, относящимися к 10 родам. Из эколого-флористической характеристики этих видов (Шеховцов, 1981б) следует, что самым многочисленным из темноцветных по количеству выделенных видов является род Cladosporium — 6 видов. Aureobasidium pullulans — единственный из темноцветных, обнаруженный на всех стационарах, он является для них характерным представителем этого семейства.

Septonema chaetospira (Grove) Hughes отмечен впервые для микофлоры СССР. Он несколько отличается размерами конидий и конидиеносцев от описанного S. J. Hughes (1952). Этот вид был выделен из подстилки при выращивании во влажной камере и с поверхности зерен конопли, используемых в качестве приманки.

Из почвенного слоя 10—15 см выделен также впервые для микофлоры нашей страны один штамм Eladia saccula (Dale) Smith. Этот монотипный род базируется на Penicillium sacculum, выделенном из почвы и описанном Dale в 1926 г. K. B. Raper и Thom C. (1949) отнесли его к Scopulariopsis; C. G. Chesters и R. H. Thornton (1956) описали его как Scopulariopsis sacculum. G. Smith (1961) после тщательного изучения этого вида установил новый род — Eladia с одним видом Eladia saccula (Dale) Smith (Шеховцов, 1975).

Анализ распространенности темноцветных грибов на стационарах показал бóльшую приуроченность их к подстилке — 12 видов, чем к почве,— 8 видов. В ризосфере обнаружено 3 вида. Весной и осенью из подстилки выделено по 8 видов темноцветных, летом — 9 видов. Высокий уровень встречаемости темноцветных грибов летом, по сравнению с другими выделенными грибами, свидетельствует об устойчивости их к солнечной радиации, пониженной влажности и повышенной температуре.

Три рода семейства Tuberculariaceae (Cylindrocarpon, Myrothecium и Fusarium) представлены 7 видами, 5 из которых принадлежат к роду Fusarium. Отмечена бóльшая распространенность фузариев на лесных почвах, чем на старопахотных. Возможно, это связано с их приуроченностью к травянистой растительности, поскольку травяной покров на лесных почвах развит обильнее, чем на старопахотных.

Прежде чем обсуждать распространенность всех выделенных видов грибов на стационарах, следует остановиться на количественной характеристике заселенности почвы грибами, или содержании грибов в 1 г сухой почвы. Такой учет проводился при выращивании грибов на сусло-агаре и среде Чапека, однако полученные данные не позволяют сделать определенные выводы о количественном распределении грибов в подстилке, почве и ризосфере. По нашему мнению, это обусловлено следующими причинами.

При посеве грибов в водной суспензии почвы могут оказаться один или несколько фрагментов вегетативной части мицелия, из которых образуются колонии. Кроме того, в такой суспензии могут находиться один или несколько конидиеносцев с сотнями конидий, каждая из которых может дать начало колонии; во всех случаях количество выросших колоний будет неодинаковым, хотя источник был один и тот же — разросшийся спорулирующий мицелий одной колонии гриба.

Поэтому, анализируя распространенность грибов в подстилке, почве и ризосфере, мы учитывали не количество грибов в 1 г сухой почвы, а встречаемость вида гриба в том или ином почвенном слое, что позволило характеризовать трофность почвы и экологические особенности грибов.

При исследовании распространенности грибов на стационарах было выделено 108 видов грибов: 23 мукоральных, 4 аскомицета, 81 вид принадлежит к Fungi imperfecti.

В табл. 23 представлена распространенность видов грибов в подстилке, почве и ризосфере сосновых насаждений исследуемых стационаров.

Пять видов пенициллиев — новые для науки, один из них — Penicillium severskii sp. nova. Три вида — Trichoderma hamatum (Bon.) Bain., Septonema chaetospira (Grove) Hughes и Eladia saccula (Dale) Smith отмечены впервые, а Aspergillus parvulus Smith установлены вторично для микофлоры Советского Союза.

Таблица 23. **Количество видов грибов в подстилке, почве и ризосфере сосновых насаждений**

| Место отбора | Номер стационара | | | | | | Виды, общие для всех стационаров | Весна | Лето | Осень |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | | | | |
| Подстилка, см | 35 | 23 | 23 | 31 | 27 | 24 | 67 | 51 | 28 | 32 |
| 0—5 | 39 | 25 | 32 | 20 | 23 | 21 | 64 | 48 | 33 | 35 |
| 10—15 | 13 | 11 | 7 | 12 | 15 | 12 | 37 | 25 | | 18 |
| 15—20 | 24 | 29 | 21 | 16 | 13 | 12 | 54 | 40 | 21 | 22 |
| 25—30 | 14 | 13 | 9 | 4 | 12 | 9 | 32 | 24 | | 10 |
| 45—50 | 10 | 9 | 9 | 2 | 8 | 3 | 23 | 14 | | 11 |
| Почва (общее) | 51 | 43 | 42 | 31 | 33 | 27 | 85 | 73 | 41 | 54 |
| Ризосфера | 20 | 17 | 16 | 17 | 14 | 13 | 45 | | | |
| Виды, общие для подстилки, почвы и ризосферы | 67 | 58 | 49 | 46 | 45 | 40 | 108 | 93 | 54 | 67 |

Отмечены 16 доминирующих видов грибов, каждый из которых развивается на всех шести стационарах. Их можно считать характерными для исследуемых стационаров. Три из них (Mucor corticola, Penicillium severskii и Aureobasidium pullulans) развиваются только в подстилке. Четыре вида (Zygorhynchus moelleri, Paecilomyces lilacinum, Penicillium janthinellum и P. melinii) развиваются в почве, однако Zyg. moelleri и P. melinii отмечены и в ризосфере всех стационаров. Девять видов (Mortierella longicollis, Absidia coerulea, A. glauca, Mucor ramannianus, M. hiemalis, Trichoderma koningi, Penicillium ochro-chloron, Aspergillus parvulus) обнаружены в почве и в подстилке, а Mucor ramannianus — в ризосфере.

Характерным для ризосферы является доминирование пенициллиев — 22 вида. Количество колоний пенициллиев на чашках Петри при выделении из ризосферы составляет 70—80 %, причем среди них обычно доминируют несколько видов. Установлено, что грибы, развивающиеся в ризосфере, за исключением P. verrucosum var. cyclopium и Clad. atroseptum, обнаружены и в окружающих слоях почвы.

Максимальное количество видов выделено из подстилки и верхнего почвенного слоя 0—5 см. С увеличением глубины уменьшается количество видов грибов. Весной наиболее благоприятны условия для развития грибов в подстилке и почве исследуемых стационаров.

С увеличением возраста сосновых насаждений уменьшается количество видов почвенных грибов, что наиболее характерно для почвы и ризосферы. Это может быть связано с тем, что в молодых насаждениях активнее функционирует ризосфера. Возможно также, что при посадках сосны и культивации почвы в нее извне заносятся грибы. В процессе эволюционного развития биогеоценоза в почве остаются лишь те виды, которые в конкурентной борь-

Таблица 24. **Количество видов грибов (Trichoderma, Penicillium, Aspergillus) — антагонистов корневой губки в подстилке, почве и ризосфере сосновых насаждений**

| Место отбора | Номер стационара | | | | | | Виды, общие для всех стационаров | Весна | Лето | Осень |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | | | | |
| Подстилка, см | 10 | 6 | 9 | 14 | 12 | 10 | 25 | 20 | 7 | 11 |
| 0—5 | 20 | 12 | 15 | 13 | 14 | 12 | 32 | 25 | 21 | 18 |
| 10—15 | 9 | 7 | 4 | 7 | 8 | 9 | 24 | 14 | | 13 |
| 15—20 | 18 | 19 | 14 | 12 | 10 | 7 | 36 | 30 | 15 | 14 |
| 25—30 | 10 | 11 | 5 | 2 | 6 | 6 | 21 | 16 | | 6 |
| 45—50 | 6 | 7 | 7 | 1 | 4 | 3 | 16 | 10 | | 6 |
| Почва (общее) | 28 | 23 | 21 | 19 | 20 | 17 | 43 | 42 | 26 | 28 |
| Ризосфера | 12 | 8 | 10 | 11 | 9 | 8 | 28 | | | |
| Виды, общие подстилки, почвы и ризосферы | 31 | 26 | 23 | 25 | 22 | 21 | 49 | 48 | 28 | 31 |

бе заняли соответствующие им экологические ниши, а все остальные, случайные и не выдержавшие конкурентной борьбы, элиминируют.

Кроме эколого-флористического исследования микофлоры на стационарах изучали антагонистические особенности выделенных грибов по методу Т. В. Пестинской (1958). Оказалось, что антагонизм к корневой губке проявляют все виды грибов, относящиеся к трем родам: Trichoderma — 3 вида, Penicillium — 38, Aspergillus — 8 видов, остальные грибы антагонизма не проявили (это можно утверждать только для данных, полученных с помощью указанной методики).

При изучении распространенности грибов на стационарах отмечено, что в подстилке, почве и ризосфере насаждений сосны, устойчивых к поражению корневой губкой, во всех возрастных группах (за исключением распределения грибов в подстилке и ризосфере 3- и 4-го стационаров) выделено большее количество видов грибов по сравнению с насаждениями, восприимчивыми к поражению корневой губкой. Это свидетельствует о наличии в устойчивых насаждениях более высокого фунгистатического фона, создаваемого грибами.

Фунгистатический фон в стадии, предшествующей поражению, на 2-м стационаре, по сравнению с 1-м, несколько меньше как по числу видов грибов-антагонистов (табл. 24), так и по общему количеству видов грибов (см. табл. 23), однако он довольно высок. По нашему мнению, вряд ли причина поражения сосны корневой губкой состоит в том, что на старопахотных почвах отсутствуют грибы — антагонисты корневой губки, как это предполагают некоторые авторы (Rennerfelt, 1953, Клюшник, 1962) и рекомендуют поэтому вносить грибы-антагонисты, в частности триходерму, в почву (Калиниченко, 1973; Негруцкий, 1974).

Поражение корневой системы сосны корневой губкой происходит, очевидно, потому, что сосна на старопахотных почвах в новом для нее биогеоценозе в силу целого ряда причин растет ослабленной, и в таких условиях корневая губка переходит от сапрофитного к паразитическому существованию.

В восприимчивых насаждениях количество видов грибов-антагонистов в стадии массового поражения (4-й стационар) не меньше, а даже больше, чем в устойчивых насаждениях (3-й стационар), хотя эта разница и минимальна.

Учитывая характер взаимоотношения грибов этих родов с корневой губкой, нельзя не признать парадоксальным соседством столь ярко выраженных антагонистов в насаждениях сосны, поражаемых корневой губкой. Возможны следующие объяснения этого явления:

1) корневая губка — активнейший дереворазрушитель. Развитие очагов корневой губки влечет за собой ускорение круговорота вещества. В действующих очагах болезни изменяются агрохимические особенности почв, их ферментативная активность (Побегайло и др., 1969), особенно заметно увеличение количества усвояемых форм азота и гумуса, возрастает содержание некоторых микроэлементов.

Микробиологические исследования (Ладейщикова и др., 1972) показали усиление процессов нитрификации в очагах активной деятельности корневой губки. Косвенным доказательством улучшения трофности почвы в очагах усыхания является изменение качественного состава травяного покрова: он становится гуще, сильнее развит, появляются виды из числа мезо- и мегатрофов, тогда как ранее были преимущественно олиготрофы (Улановский, 1975). Активная дереворазрушающая деятельность корневой губки приводит, таким образом, к накоплению питательного субстрата для целлюлозоразрушающих видов грибов Trichoderma и Penicillium;

2) повышенная трофность почвы, возникшая в процессе развития очага корневой губки, способствует увеличению общего количества видов грибов и плотности их популяций. В таких условиях, по-видимому, большее распространение получают виды, обладающие антибиотической активностью, т. е. способные конкурировать с другими грибами. Это предположение подтверждается и тем, что в ризосфере сосны, где условия для питания грибов лучше, чем в окружающих слоях почвы, преобладают виды рода Penicillium;

3) сведения об антагонизме грибов рода Trichoderma и корневой губки противоречивы. Антагонизм выявлен преимущественно на питательных средах, хотя известны опыты и на древесине (Hodges, 1970; Malla, 1970). Иногда он может отсутствовать на питательных средах (Еникеева и др., 1972) и, более того, на средах с недостатком питательных веществ корневая губка подавляет споруляцию гриба Trichoderma viride (Gerretson-Cornell L., 1971);

4) не исключена возможность паразитирования Trichoderma, Penicillium и Aspergillus на корневой губке.

Какова бы ни была причина обильного распространения представителей родов Trichoderma, Penicillium и Aspergillus в восприимчивых к корневой губке насаждениях на старопахотных почвах, особенно в стадии массового поражения сосны, антагонизм и между ними, очевидно, не проявляется при совместном развитии в естественных условиях, что дает основание считать нецелесообразным применение этих грибов в биологической борьбе с корневой губкой.

Характер распространения выделенных грибов в подстилке, почве и ризосфере сосновых насаждений и встречаемость в них грибов — антагонистов корневой губки — не позволяют утверждать, что имеется какой-то определенный гриб или группа грибов, влияющих на устойчивость или восприимчивость сосновых насаждений к корневой губке.

# ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ПОЧВЕННЫХ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ

## ГИФОМИЦЕТЫ ЛИСТВЕННОГО ОПАДА

Одним из отличительных свойств лесных биогеоценозов является ежегодный опад органических остатков древесных пород на поверхность почвы.

Среди элементов лесного опада листья и хвоя содержат наибольшее количество зольных веществ и энергетического материала для обитателей лесных почв и составляют одно из основных звеньев в постоянном обмене питательных веществ в этих почвах (Зонн, 1964).

Самый высокий уровень зольности у широколиственных пород, особенно у ясеней,— в 2,5—3 раза выше, чем у хвои. Листья мелколиственных пород содержат в 1,5—2 раза больше зольных элементов, чем хвоя. Причем наиболее богаты зольными элементами листья березы, в них особенно много кальция. Листья осины характеризуются высоким содержанием кремнезема. Хвоя ели и сосны содержит наименьшее количество зольных веществ, в хвое ели кремнезема, кальция и других зольных элементов больше, чем в хвое сосны. Наконец, кустарники в листьях аккумулируют наибольшее по сравнению с остальными породами количество зольных веществ. Так, в листьях черемухи и бузины 13—14 % золы, в листьях дуба и ясеня — 8—9, березы и осины — 4—5, в хвое ели и сосны лишь 2—3 %.

В опаде лесов различных типов содержится разное количество органических веществ (т/га): в ельниках — до 5,85; в сосняках — до 3,96; в дубравах — до 3,50. Опавшие листья и хвоя отличаются также кислотностью. Наиболее кислый опад дают ельники, затем сосняки и дубравы. Опад тем кислее, чем меньше в нем зольных элементов, особенно кальция, который нейтрализует кислотность органического вещества.

Помимо основного химического состава опавшие листья и хвоя отличаются содержанием в них токсических для многих микроорганизмов продуктов обмена растений, фитонцидов и пр. (Зонн, 1954; Рипачек, 1967; Harrison, 1971; и др.). Эти вещества влияют на скорость разложения различных соединений опада и подстилки. Таннины в значительной мере ингибируют процесс разложения субстратов: пектина — на 16 %; целлюлозы — на 35; гемицеллю-

лозы — на 62; полигалактуровой кислоты — на 30 (2 %-ный таннин); хитина — на 33; сапонина — на 39; крахмала — на 49 % (10 %-ный таннин в почве) при pH 4,0—4,2 (Yensen, 1974).

Биогенная деструкция лиственного опада осуществляется в детритном блоке с помощью специфических ферментов сапротрофными организмами. Первичными колонизаторами лиственного опада в лесных биогеоценозах являются грибы. Детритофаги (дождевые черви, энхитреиды, клещи, личинки насекомых) питаются сильно выщелоченными частицами растительных тканей с нарушением клеточной структуры, обогащенными продуктами жизнедеятельности микроорганизмов и живой микрофлорой (Стриганова, 1982). По сравнению с бактериями грибы обладают более мощным ферментным аппаратом, большим разнообразием физиологических функций, крайне экономным обменом веществ, что дает им возможность с наибольшей эффективностью использовать самые различные субстраты.

Среди огромного царства грибов микромицеты, в частности гифомицеты, обладают особенно высокой пластичностью, которая позволяет им перестраивать свой ферментативный аппарат, адаптируя его к изменяющимся условиям. Благодаря хорошо развитому мицелию, имеющему огромную активную поверхность, гифомицеты способны с большой скоростью осваивать самые сложные субстраты и вызывать их превращения.

Несмотря на то что гифомицеты, обитающие на опавших листьях и хвое, играют важную роль в образовании и разложении лесной подстилки, влияя тем самым на долголетие и уровень производительности лесных биогеоценозов, их место и роль в различных экосистемах изучены недостаточно. С тех пор как Chesters в 1950 г. описал сукцессии аскомицетов на разлагающихся сучьях и ветках, многие исследователи пытались описать грибные сукцессиональные структуры на различных типах разлагающихся растительных остатков на поверхности почвы. В 1968 г. H. Hudson опубликовал подробный обзор всех этих работ.

Изучение грибных сукцессий на опавших листьях древесных пород было начато сравнительно недавно в Японии (работы по разложению листьев бука, T. Saito, 1956). Еще до этих исследований Charley и Waid (1955) выделяли грибы с листьев дуба, ореха, березы и ясеня после поверхностной стерилизации листьев.

Дальнейшие работы в этом направлении проводились разными исследователями в разных странах и касались в основном высших грибов. Авторы немногочисленных работ по микромицетам лесной подстилки, как правило, не стремились определить сукцессиональные структуры гифомицетов на опаде, а скорее искали корреляцию факторов окружающей среды или растительных типов с распространенностью грибных изолятов (Hughes, 1951; Kendrick, 1958a, 1958b; Witkamp, 1963, 1966; Kendrick, 1961a, Kendrick, 1961b; Kendrick a. Burges, 1962; Hering, 1965; Tubaki, Saito, 1969).

В последнее время стало появляться больше работ по выявлению ассоциаций микромицетов лесной подстилки (Марфенина,

Мирчинк, 1973; Tubaki, Jokoyama, 1971—1973; Moral, 1974; Wilkow et al., 1974; Вишнякова, 1974; Запрометова, Зенова, 1976; Озерская, Запрометова, Мирчинк, 1977; Озерская, Мирчинк, Запрометова, 1981; Озерская, Мирчинк, 1981; и др.). В последних работах этих авторов (Мирчинк и др., 1981, 1982) даются методические подходы к выявлению и характеристике комплексов микромицетов, специфических для определенных экологических условий.

При изучении микромицетов лесных почв многие авторы изучали для сравнения и лесные подстилки (Гребенюк, 1970; Кириленко, 1972; Шеховцов, 1975; и др.). Однако эти работы также не давали полного представления о сукцессиональных структурах гифомицетов на опаде в биогеоценозах.

Наиболее полный обзор литературы по данному вопросу представлен в монографии под редакцией Dickinson и Pugh (1974). В 1975 г. вышла работа Wisser и Parkinson, в которой прекрасно использованы методы статистического анализа для установления сукцессиональных структур микромицетов лесной подстилки и значимости в них отдельных родов и видов. Однако эта работа посвящена лишь осиновым насаждениям.

Начиная с 1971 г. в Институте микробиологии и вирусологии АН УССР по инициативе и под руководством чл.-кор. АН УССР Н. М. Пидопличко стали проводиться исследования гифомицетов лиственного опада и подстилки в лесах УССР. Эти работы мы начали с изучения гифомицетов опавших листьев и хвои, а не подстилки в целом, полагая, что именно здесь с наибольшей силой проявляется специфичность этого сложного растительного субстрата, позволяющая выявить характерные микробные ассоциации, принимающие непосредственное участие в его разложении.

Среди грибов ведущая роль в процессах разложения подстилки отводится макромицетам, в частности высшим базидиомицетам (Частухин, Николаевская, 1969). Именно этим работам мы обязаны утвердившемуся в литературе мнению (Мирчинк, 1976; Великанов, Успенская, 1980; и др.) о том, что несовершенные грибы не играют существенной роли в процессах разложения лесной подстилки. Базидиомицеты, действительно, являются мощными деструкторами, а роль гифомицетов здесь явно недооценена. Большое значение для таких выводов имел метод исследования.

В работах В. Я. Частухина и М. А. Николаевской основным методом выделения микромицетов при изучении их роли в разложении растительных остатков был метод посевов на питательные среды. В качестве дополнения к основному применялся метод мезоскопического анализа. В результате было установлено, что состав микромицетов дубравы и молодого соснового насаждения мало отличается. В верхнем горизонте были обнаружены грибы родов Alternaria, Cladosporium, Penicillium, Trichoderma, Mucor и др.; в нижнем добавлялись Paecilomyces, Thieghemella, Chaetomium и Trichosporium. В гумусе кроме перечисленных родов встречались Aspergillus, Sporotrichum и Mucelia sterilia. Эти методы позволили авторам выделить лишь банальную микрофлору

почвы. Далее для выяснения участия микромицетов в разложении подстилки в модельных опытах в специально сконструированных колбах, где неограниченно долго могла сохраняться стерильность и поддерживаться необходимая влажность, к сожалению, были использованы те же представители почвенной микофлоры. Выводы о том, что несовершенные грибы разлагают подстилку слабее, чем высшие базидиомицеты, основывались на результатах именно этих опытов, в то время как специфические формы, способные развиваться на этих малодоступных субстратах, не были выявлены.

Аналогичные результаты были получены З. В. Вишняковой в 1974 г. и многими другими исследователями. Выделение культур, как отмечает автор, проводилось по общепринятой методике «чашечным методом» на сусло-агаре. В результате были выделены представители тех же 6—7 родов.

Так называемый общепринятый чашечный метод с посевом на сусло-агар, действительно, широко и успешно применяется в микробиологии при анализе почв. Однако использование его для анализа лесной подстилки — субстрата весьма своеобразного нецелесообразно, так как, с одной стороны, он не позволяет освободиться от банальных почвенных форм, не принимающих участия в ее разложении, но постоянно находящихся с частицами почвы на поверхности древесного опада. С другой стороны, этот метод не дает возможности выделить своеобразные виды микромицетов лесной подстилки, которые благодаря наличию специфических ферментных систем, в частности оксидаз, могут развиваться на опавших листьях и хвое на начальных этапах их разложения. Их рост на богатых сахарами питательных средах тормозится, а банальные почвенные виды могут опережать их в росте и подавлять.

Если первичное выделение грибов из подстилки, особенно на начальных этапах ее разложения, проводится «чашечным методом» с посевом на сусло-агар, то дальнейшее сочетание его даже с новейшими оригинальными и интересными приемами (опыты в стерильных условиях, закладка специальных мешочков с подстилкой непосредственно в природных условиях, компостирование образцов подстилки с микрофлорой естественных подстилок и т. д.) не дает надежных результатов, поскольку не позволяет выявить виды, действительно характерные для лесного опада.

Этим во многом объясняется столь бедный состав микромицетов подстилок, описанный в приведенных работах, и малоубедительные выводы о том, что эти грибы не играют существенной роли в разложении опада.

Для выделения специфической группы микромицетов, свойственной опавшим листьям и хвое — основным элементам лесного опада — мы использовали так называемый метод накопления, с успехом примененный в свое время Н. М. Пидопличко (1953) для изучения микромицетов грубых кормов. Поскольку опавшие листья и хвоя благодаря большому содержанию токсических для

многих микроорганизмов веществ, типа таннинов, доступны далеко не для всех микроорганизмов, на них вырастают лишь те, которые могут осваивать эти растительные субстраты. С помощью такого метода нам удалось выделить с опавших листьев и хвои представителей более 50 родов микромицетов и определить флористически характерную для этих субстратов комбинацию родов гифомицетов. Среди них очень много видов, характерных для опада и подстилки, не встречающихся в почве, редких для СССР и новых для науки, в том числе представители родов Circinotrichum, Dendryphion, Drechalera, Endophragmia, Hansfordia, Harpographyum, Hormiactella, Ramichloridium, Rhinocladiella, Selenosporella, Staphylotrichum, Triposporium, Thysanophora, Verticicladium и др.

При идентификации выделенных культур было описано два новых для науки рода гифомицетов и восемь новых видов. Оба рода принадлежат к темноцветным гифомицетам. В соответствии с экспериментальной системой Fungi imperfecti, принятой участниками конференции в Кананаскисе (1971), первый — Harmoniella Borisova — кодируется как 1a, 2a, 3b, 4a, 5d, т. е. бластический, голобластический с индетерминированными симподиальными конидиогенными клетками, образующими одиночные конидии из многочисленных последовательных прогрессивных конидиогенных локусов (Борисова, 1981). Второй — Spadicesporium Borisova et Dvoinos — кодируется как 1a, 2a, 3b, 4b, 5d, т. е. бластический, голобластический с индетерминированными симподиальными конидиогенными клетками, образующими акропетальные цепочки конидий из многочисленных последовательных прогрессивных конидиогенных локусов (Борисова, Двойнос, 1982).

Для изучения особенностей этой своеобразной группы микромицетов и роли их в деструкции опавших листьев и хвои были предприняты специальные исследования. Мы исходили из предположения, что опад и лесная подстилка как малодоступные субстраты могут осваиваться лишь теми формами, которые способны вызывать детоксикацию продуктов обмена растений с помощью соответствующих ферментов, в первую очередь оксидаз. Среди них особый интерес представляет пероксидаза, поскольку именно ей отводится роль в деструкции лигнина и лигниноподобных соединений (Lyr H., 1956, 1958). Кроме того, предполагалось ее возможное участие в детоксикации некоторых ядов обмена (подобно тирозиназе и лакказе) и, наконец, по литературным данным наиболее мощными индукторами этого фермента являются галловая кислота, таннины и некоторые фенольные соединения, широко распространенные в опаде.

Было изучено более 1000 культур микромицетов, выделенных из различных мест обитания. Среди грибов, изолированных из различных почв, способностью образовывать пероксидазу как экзофермент обладали немногие культуры — 1—1,6 % общего количества выделенных. Гораздо больше их обнаружено среди культур, выделенных с древесной коры и гниющей древесины,—

около 25 %. Но самое большое количество пероксидазообразующих штаммов оказалось на опавших листьях и хвое, особенно на свежем опаде — до 62 %. Эти данные свидетельствовали о том, что способность образовывать пероксидазу как экзофермент является весьма характерным признаком именно для данной экологической группы микромицетов (Борисова, 1971). По-видимому, в определенных условиях фермент может индуцироваться грибами.

Результаты первых опытов показали, что несмотря на то что некоторые грибы росли на средах, в которых специфические субстраты пероксидазного окисления использовались в качестве основного источника углерода, индукция пероксидазы у них не происходит. Установлено, что для синтеза пероксидазы микромицетами наряду со специфическими субстратами пероксидазного окисления в среде должно быть достаточное количество легкоусвояемого источника углерода, причем эффективно лишь начальное внесение сахарозы в среду, добавление ее на 10-е сутки культивирования положительного влияния на синтез фермента не оказывало. Уменьшение количества сахара в среде неизменно вело к снижению активности фермента.

Показано (Пидопличко, Борисова, 1968), что индукцию пероксидазы у грибов могут вызывать специфические субстраты пероксидазного окисления: таннины, галловая кислота, пирогаллол, а также отвар дубовой коры. Особенностью такой индукции является то, что она возможна лишь при наличии в среде достаточного количества легкодоступного углерода, большинство же индукторов ингибирует рост грибов. Это дало основание полагать, что индукция пероксидазы у грибов вызывается специфическими субстратами пероксидазного окисления, которые в данном случае используются не как источники углерода, а скорее как ингибиторы роста. Для проверки этого предположения были проведены опыты с ингибиторами роста — некоторыми дыхательными ядами и ядами обмена. Оказалось, что индукцию пероксидазы способны вызывать и такие неспецифические индукторы, как 2,4-динитрофенол, монойодацетат, окситетрациклин.

Эти виды индукции описаны для высших грибов в отношении лакказы и тирозиназы Luthardt и Lyr (1965). Механизм такой индукции пока не расшифрован, можно лишь предположить, что это — проявление одной из защитных реакций организма.

В опытах с препаратами грибной пероксидазы, полученной сотрудниками Института биохимии АН УССР Р. П. Дехтярь и Л. В. Гудковой (Борисова и др., 1971), было показано, что эти вещества вызывают детоксикацию ядов обмена, служащих индукторами фермента. Это подтверждало предположение о роли пероксидазы в защитных функциях организма (Борисова, Двойнос, 1971).

Дальнейшие наши исследования (Борисова, Двойнос, 1972) показали, что отвары из листьев и хвои также действуют как индукторы фермента, увеличивая при этом массу мицелия грибов

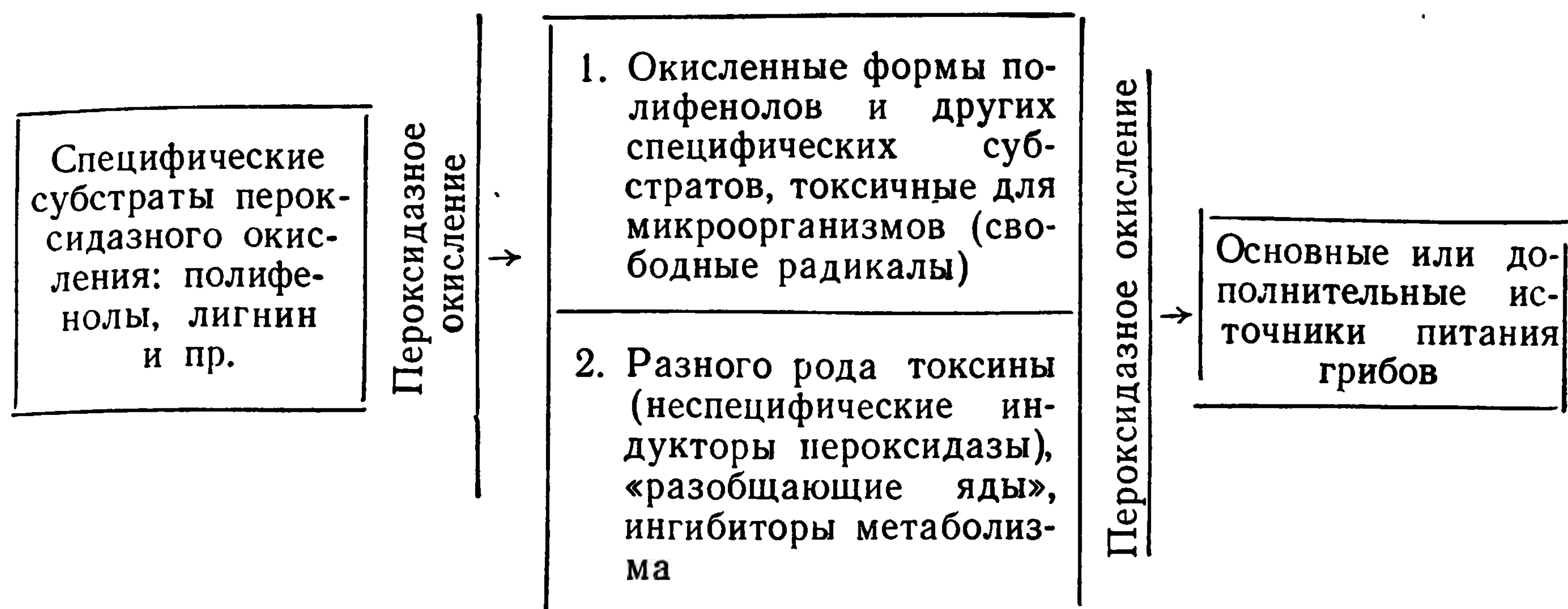



Схема 5. Участие грибных пероксидаз в превращении разных веществ в природе.

на 600—800 %, минимальные прибавки составляют 125—200 % по сравнению с контролем. Значительное увеличение массы мицелия за счет добавок отваров листьев и хвои, богатых дубильными веществами, свидетельствует о способности микромицетов окислять такие соединения и включать их в метаболизм, а вырабатываемая при этом пероксидаза, по-видимому, принимает участие в окислении этих субстратов. Действительно, наиболее активным индуктором грибной пероксидазы оказался дубовый отвар.

Водные экстракты из опавших листьев и хвои различных древесных пород резко подавляли рост бактерий, актиномицетов, микроорганизмов, растущих на КАА, и олигонитрофилов. При этом ни один из испытанных экстрактов не угнетал рост грибов (Борисова, Двойнос, 1977а). Было также обнаружено косвенное повреждающее действие пероксидазной реакции (с участием свободных радикалов) на живые микробные клетки дрожжей (Борисова, Двойнос, 1972).

По-видимому, биологическая роль пероксидаз у грибов связана с окислением различных субстратов, с образованием токсических соединений, их детоксикацией и дальнейшим включением в метаболизм гриба. Образование токсических соединений на промежуточных стадиях пероксидазного окисления играет роль в подавлении конкурентных форм, так же, как косвенное повреждающее действие самой пероксидазной реакции на живые клетки, а детоксикация ингибиторов метаболизма на разных этапах является проявлением защитных реакций организма (Борисова, 1971; Борисова, Двойнос, 1973). Все эти данные позволили представить участие пероксидазы грибов в различных превращениях веществ в природных условиях в следующем виде (схема 5).

Таким образом, было получено представление о некоторых особенностях микофлоры лесного опада и о биологической роли фермента пероксидазы, образование которого свойственно данной группе грибов.

На основании обобщения полученного материала и литературных данных можно полагать, что роль гифомицетов в разложении

лесной подстилки определяется в первую очередь активностью их оксидазных систем и связана с детоксикацией различных токсических соединений в свежем опаде, подавляющих развитие основной почвенной микофлоры с дальнейшим включением этих веществ в метаболизм.

По-видимому, эта особенность дает преимущество грибам данной группы в конкуренции с другими формами при освоении опавших листьев и хвои на ранних стадиях разложения, а их роль в разложении подстилки состоит в подготовке субстрата, снятии так называемого фенольного барьера, его детоксикации для деятельности более мощных деструкторов.

Некоторые авторы отводят сходную роль несовершенным грибам при разложении древесины (Горшин, Крапивина, 1969а, б; Петренко, 1973), что указывает на общность функций этих двух близких экологических групп грибов.

Для выявления ассоциаций гифомицетов, характерных для лиственного опада, отбор образцов опавших листьев и хвои проводили в равнинных лесах в окрестностях Киева и горных лесах Карпат и Крыма (Борисова, Двойнос, 1976).

Предварительно изучали таксационные описания лесов и намечали трансекты, включавшие наиболее характерные породы основных типов леса для данного биотопа, предусматривая 3—4-кратную повторность. Отбор образцов проводили по срокам: 1-й (осенний) — ноябрь, 2-й (весенний) — апрель и 3-й (летний) — июль.

Равнинные леса в окрестностях Киева (Боярское, Хотовское и Старопетривское лесничества) были представлены следующими основными типами: влажные субори, свежие сугрудки, чистые сосновые насаждения, чистые дубовые насаждения и дубово-грабовые леса. Отбирались образцы опавших листьев и хвои следующих пород: сосны обыкновенной (Pinus silvestris L.), ели обыкновенной (Picea excelsa Link.), дуба обыкновенного (Quercus pedunculata Ehrh.), бука лесного (Fagus silvatica L.), граба обыкновенного (Carpinus betulus L.), ольхи черной (Alnus glutinosa Gärnn.), ольхи серой (Alnus incana Moench.), березы бородавчатой (Betula verrucosa Ehrh.), осины (Populus tremula L.), груши обыкновенной (Pyrus communis L.).

Лесная растительность в горных и предгорных районах Карпат (на территории Доровского, Бело-Ославского и Яремчанского лесничеств Надворнянского р-на Ивано-Франковской обл.) представлена спелыми еловыми лесами на высоте 1200—1300 м н. у. м., свежими елово-пихтовыми субучинами, свежими елово-пихтовыми судубравами, переходными буковыми лесами, 600—750 м н. у. м., смешанными буково-еловыми и елово-пихтовыми лесами, 450—600 м. н. у. м., влажными дубово-буковыми и елово-буковыми супихтачами и карпатскими елово-буковыми пихтачами, 350—400 м н. у. м. Отбирались образцы следующих древесных пород: сосны обыкновенной, ели горной (Picea montana Schur.), пихты белой (Abies alba Mill.), дуба обыкновенного, бука лесного,

клена-явора (Acer pseudoplatanoides L.), клена остролистого (Acer platanoides L.), граба обыкновенного, ольхи серой, березы бородавчатой, осины.

В горных районах Крыма на территории Перевальненского (северный склон), Алуштинского и Гурзуфского (южный склон) лесничеств леса были представлены дубовыми средневозрастными насаждениями — дубравами, судубравами, свежими дубравами, расположенными на высоте 550—850 м н. у. м., буково-дубовыми и грабово-ясеневыми лесами (550—650 м н. у. м.) и чистыми насаждениями сосны крымской средневозрастной (300 м н. у. м.). Здесь отбирались образцы опавших листьев и хвои следующих видов: сосны крымской (Pinus pallasiana Liabl.), дуба пушистого (Quercus pubescens Walld.), бука крымского (Fagus taurica Popl.), клена полевого (Acer campestre L.), граба обыкновенного, осины и груши обыкновенной.

В последнее время в экологии растений и животных все шире применяются статистические методы. Это объясняется возрастающим интересом экологов к факторам и процессам, обусловливающим средние уровни и динамику растительных ассоциаций, а также популяций животных. В микологии тоже значительно чаще стали применять количественные методы, однако здесь эти вопросы разработаны слабее. Поэтому кратко охарактеризуем индексы количественного учета, использованные в нашей работе, в том числе введенные впервые. Прежде всего мы пользовались индексом встречаемости.

Встречаемость (В) какого-либо рода (вида) грибов, как известно, есть число проб, в которых обнаружены представители данного рода (вида), выраженное в процентах к общему числу исследованных проб (одного или ряда субстратов).

По Беклемешеву (1961), существует еще одна величина, производная от встречаемости, для паразитологии — пораженность (П). Это та же величина, что и встречаемость, но отнесенная к хозяину, т. е. процент особей, на которых обнаружен данный вид экопаразита. В нашем случае пораженность следует заменить понятием «заселенность».

Коэффициент заселения (КЗ) для одного или ряда субстратов — та же величина, что и встречаемость, но отнесенная к субстрату, т. е. процент проб субстрата, на которых обнаружен данный род (вид) гриба:

$$\text{В} = \text{П} = \text{КЗ} = \frac{\mu \cdot 100\,\%}{n},$$

где $\mu$ — число проб субстрата, в которых обнаружен данный род (вид); $n$ — общее число исследованных проб.

Помимо этих двух величин интерес представляют еще так называемые общая встречаемость и общий коэффициент заселения для ряда родов (видов) грибов, наиболее характерных для данного субстрата или биотопа. Для их характеристики вводятся следующие понятия.

Общая встречаемость (ОВ) группы родов (видов) грибов — это число проб, в которых обнаружены представители данных родов (видов) грибов, выраженное в процентах к максимальному числу возможных вариантов встречаемости данных родов (видов) данной группы:

$$ОВ = \frac{\mu \cdot 100\,\%}{n \cdot s},$$

где $\mu$ — число проб, в которых обнаружены данные роды (виды); $n$ — общее число исследованных проб; $s$ — общее число родов (видов) данной экологической группы грибов; $n \cdot s$ — максимальное число возможных вариантов встречаемости грибов этой группы $= N$.

$$ОВ = \frac{\mu \cdot 100\,\%}{N}.$$

Коэффициент общего заселения (КОЗ) для одного или ряда субстратов — та же величина ОВ, но отнесенная к субстрату, т. е. число проб субстрата, в которых обнаружены представители данных родов (видов) грибов:

$$КОЗ = ОВ = \frac{\mu \cdot 100\,\%}{N}.$$

Для КЗ можно использовать эту же формулу, где $s = 1$.

Встречаемость грибов и заселенность ими опавших листьев и хвои подчинены закону биномиального распределения, отвечая всем его условиям (Викторов-Набоков, 1966, 1968; Бреев, 1972). Это дало возможность каждому найденному индексу придать вероятностное значение, построив для него соответствующий доверительный интервал на заданном уровне значимости. Для определения доверительных интервалов были использованы таблицы математической статистики (Большов-Смирнов, 1965). Кроме того, определялись степени сходства биотопов (по числу родов) — формула Серенсена:

$$K = \frac{2c \cdot 100\,\%}{a \cdot b},$$

где $c$ — число общих родов; $a$ — число родов в I биотопе; $b$ — число родов во II биотопе, а также степени сходства древесных пород и родов грибов по встречаемости (Василевич, 1969):

$$K = \frac{2c \cdot 100\,\%}{200},$$

где $K$ — коэффициент сходства; $c$ — сумма меньших относительных частот по каждому виду в двух сравниваемых описаниях. Сумму встречаемости всех видов принимают за 100 % и вычисляют процент встречаемости каждого вида к сумме всех — это относительные частоты.

Определение коэффициентов сходства древесных пород и родов грибов позволило выделить однородные группы. Для этого был использован метод дендрита (Florek et al., 1951).

Изучение микромицетов, выделенных в условиях различных типов леса и климатических зон с опавших листьев и хвои различных пород в разные сроки, показало, что здесь преобладают представители следующих родов (в основном класса Hyphomycetes подотдела Deuteromycotina):

| Род гриба | Константность | Род гриба | Константность |
|---|---|---|---|
| Acremonium L. ex Fr. | 36 | Hormiactella Sacc | 24 |
| Acremoniella Sacc. | 1 | Menispora Pers. | 1 |
| Alternaria de Nee | 4 | Oedocephalum Preuss | 1 |
| Arthrobotrys Cda | 10 | Oidiodendron Robak | 5 |
| Chaetomium Kunze | 20 | Ostracoderma Fr. | 10 |
| Chloridium Lk. | 1 | Paecilomyces Bain. | 23 |
| Cladosporium Lk. | 44 | Penicillium Lk. | 32 |
| Cladosporiella Deighton | 1 | Periconiella Sacc. | 1 |
| | | Polyscytalum Riess | 1 |
| Conoplea Pres et Merat | 2 | Rinnocladiella Nannf. | 1 |
| | | Scopulariopsis Bain. | 1 |
| Dactylaria Sacc. | 13 | Sporotrichum Lk. | 11 |
| Dactylella Grove | 32 | Stachybotrys Cda | 13 |
| Dendriphion Wallr. | 1 | Talaromyces Stolk et Samson | 1 |
| Drechslera Ito | 1 | | |
| Endophragmia Divern et Maire | 1 | Trichocladium Harz | 1 |
| | | Trichoderma Pers. | 47 |
| Fusarium Lk. | 6 | Trichothecium Lk | 29 |
| Fusidium Lk. | 1 | Thysanophora Kendrick | 11 |
| Glicoladium Cda | 10 | | |
| Gonatobotrys Cda | 1 | Verticicladium Preuss | 37 |
| Gonitrichum Nees ex Wallr. | 1 | Verticillium Nees | 15 |
| | 1 | | |

Наиболее характерными представителями для опавших листьев и хвои исследованных пород были Acremonium tubakii W. Gams., A. strictum W. Gams, A. bactrocephalum W. Gams, Arthrobotrys arthobotryoides (Berl.), Lindau, A. drechsleri Soprunov, Chaetomium comatum (Tode) Fr., Ch. globosum Kunze, Ch. laeliicola Henn., Cladosporium cladosporioides (Fresen.) de Vries, Cl. herbarum (Pers) Link., Cl. sphaerospermum Penzz., Cl. spogiosum Berk. et Curt., Dendriphion comosum Wallr., Drechslera biseptata Sacc. a. Roum, Gliocladium roseum (Link) Bain., Gl. varians Pidopl., Gonitrichum chlamidosporum Barron et Bhatt, Mucor rammanianus Moell., Paecilomyces canadensis Vuill., P. elegans (Cda) Mason et Hughes, P. fimetarius (Moess) Brown et Smith, Periconiella cestrii (Syd.) M. B. Ellis, Rhinocladiella mansonii (Castell.) Schol-Schwarz, Stachybotrys alternans Bonord., Thysanophora penicilloides (Roum.) Kendrick, Trichothecium roseum Lk., Verticillium psalliotae Fraschow, Verticicladium trifidum Preuss.

Известно, что редкие виды или роды часто бывают случайными компонентами в ценозе, т. е. они могут отсутствовать или

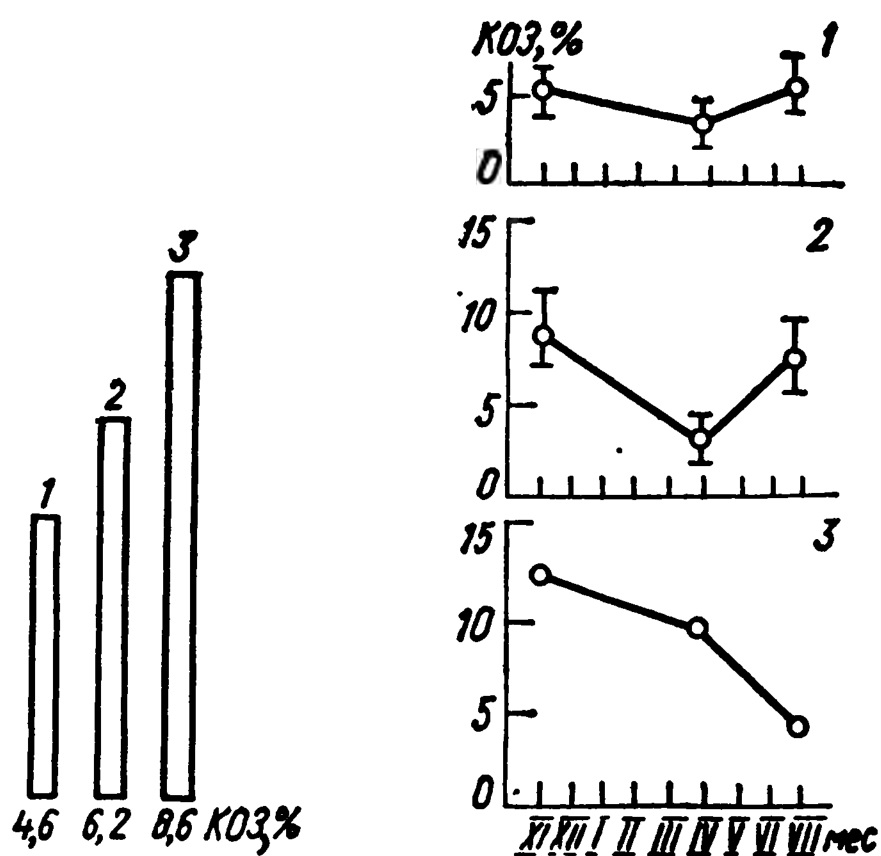



Рис. 14. Общая заселенность грибами опавших листьев и хвои в условиях разных биотопов:

1 — Крым, 2 — Киевская обл., 3 — Карпаты.

Рис. 15. Динамика общей заселенности грибами опавших листьев и хвои в разных биотопах:

Обозначения 1—3 те же, что и на рис. 14.

присутствовать, фактически не меняя сообщество, поэтому многие авторы (Raabe, 1952; Iablonski, 1952; Pignatti, Mengarda, 1962; и др.) считают более правильным и логичным при сопоставлении разных биотопов, вычислении коэффициентов сходства и т. п. учитывать не весь флористический состав сообществ, а лишь флористически характерную комбинацию видов (родов) (так называемый Floristischcharakteristischen Arten-Kombination) — число видов (родов) с наибольшей константностью.

Для сравнительных оценок исследованных нами трех биотопов — (равнинных лесов, горных лесов Крыма и Карпат) мы выделили характерную комбинацию родов и некоторых видов грибов, наиболее распространенных на опавших листьях и хвое (всего 19 родов и 3 вида). Характерная комбинация родов грибов для опавших листьев и хвои в лесах УССР и их константность представлены ниже:

| Род гриба | Константность | Род гриба | Константность |
|---|---|---|---|
| Trichoderma Pers | 47 | Thysanophora Kendrick | 11 |
| Cladosporium Lk. | 44 | Sporotrichum Lk. | 11 |
| Verticicladium Preuss | 37 | Arthrobotrys Cda | 10 |
| Acremonium L. ex Fr. | 36 * | Gliocladium Cda | 10 |
| Dactylella Grove. | 32 | Ostracoderma Fr. | 10 |
| Penicillium Lk. | 32 | Endophragmia Divern. et Maire | 8 |
| Trichothecium Lk. | 29 | | |
| Hormiactella Sacc | 25 | | |
| Paecilomyces Bain | 23 | * Acremonium tubakii W. Gans | 17 |
| Chaetomium Kunze | 20 | | |
| Verticillium Nees | 15 | A bactrocephalum W. Gams | 14 |
| Dactylaria Sacc. | 13 | | |
| Stachybotrys Cda | 13 | A. strictum W. Gams | 5 |

При сравнении общей заселенности грибами опавших листьев и хвои в различных климатических зонах выявляются четкие отличия (рис. 14). Наиболее богаты грибами опавшие листья и хвоя в Карпатах, наименее заселены ими опавшие листья и хвоя в Крыму, равнинные леса занимают промежуточное положение.

Наблюдаются различия и в динамике КОЗ по биотопам. Так, в исследованных равнинных лесах и, менее резко, в Крыму про-

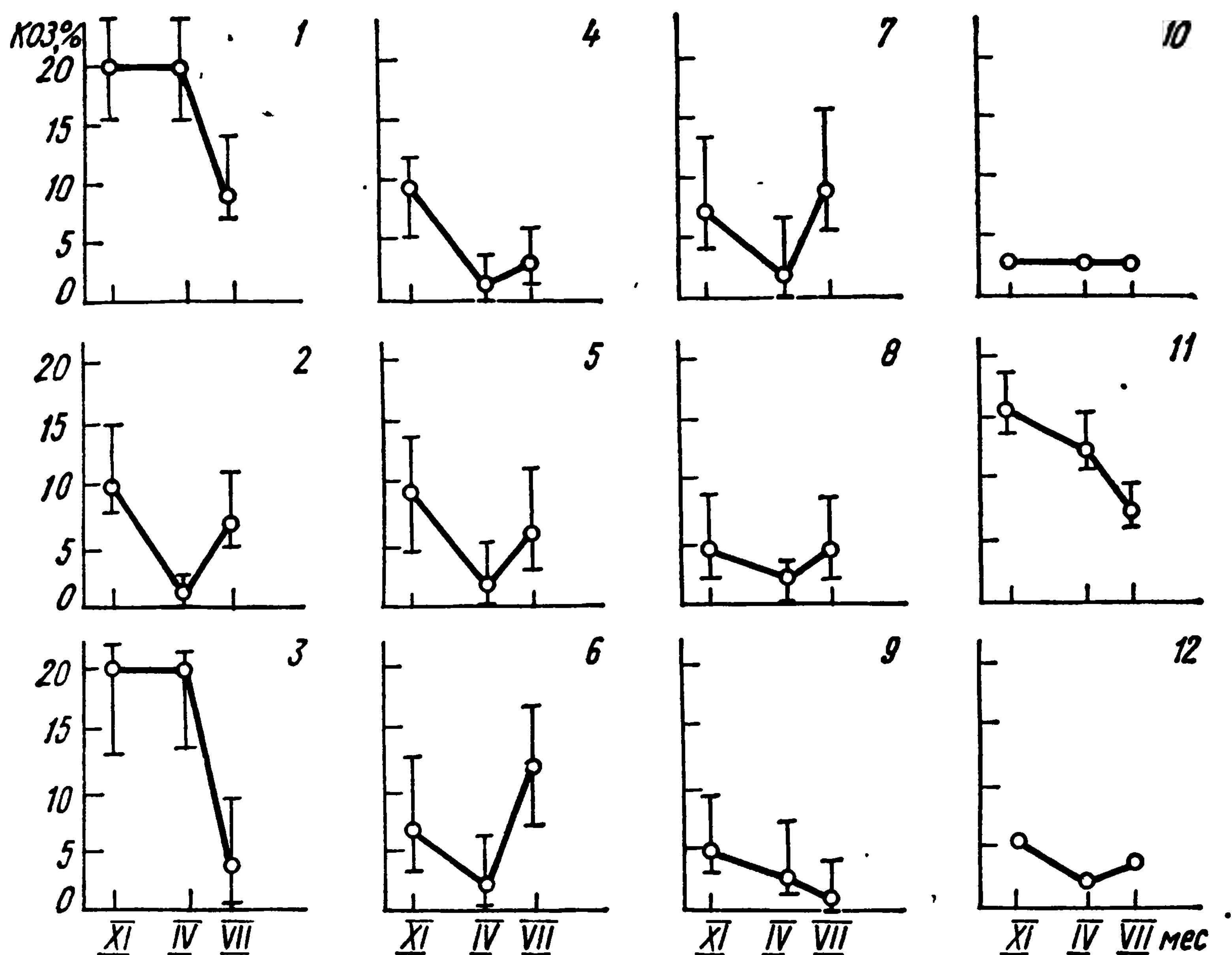



Рис. 16. Динамика общей заселенности грибами опавших листьев и хвои различных пород деревьев:

*1* — ель обыкновенная, *2* — береза бородавчатая, *3* — дуб обыкновенный, *4* — граб обыкновенный, *5* — сосна обыкновенная, *6* — осина, 7 — дуб скальный, *8* — хвойные, *9* — пихта белая, *10* — ольха черная, *11* — бук лесной, *12* — лиственные.

слеживаются два максимума заселенности грибами опавших листьев и хвои — осенью и летом, при значительном снижении весной. В Карпатах же имеет место постепенное снижение КОЗ, начиная с осени (рис. 15).

Существенные различия выявляются и при сравнении динамики КОЗ различных древесных пород (рис. 16). Для большинства лиственных пород характерно два максимума КОЗ — осенью и летом, для хвойных (пихты и ели) — постепенное снижение КОЗ, начиная с осени.

Такие отличия, очевидно, связаны с тем, что в лиственных лесах опад попадает на поверхность почвы осенью, а в хвойных его больше накапливается зимой. Поступление свежего опада в хвойных лесах зимой сглаживает различия между осенним и весенним периодами. Исключение составляет сосна, на хвое которой,

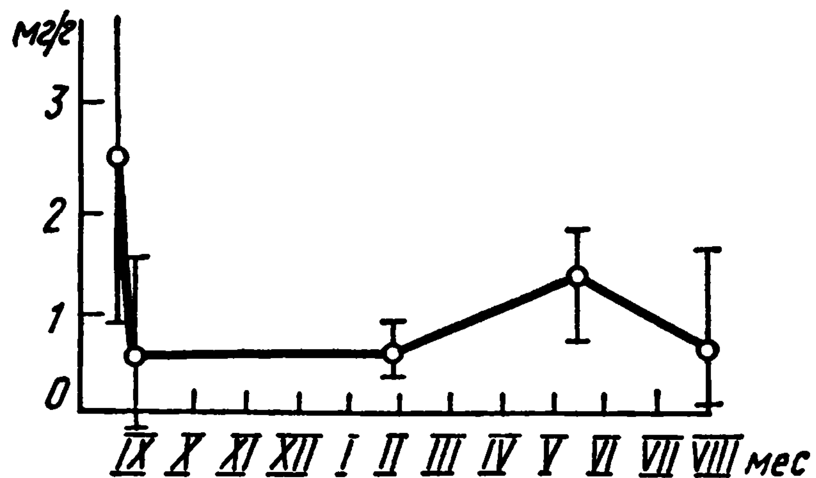



Рис. 17. Динамика интенсивности разложения подстилки (по Сафлингу и Смису, 1974).

Таблица 25. **Влияние сезона на степень сходства биотопов по числу грибов на опавших листьях и хвое**

| Сравниваемые биотопы | Ноябрь | | | | Апрель | | | | Июнь | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Число видов | | | *К* | Число видов | | | *К* | Число видов | | | *К* |
| | а | б | в | | а | б | в | | а | б | в | |
| Киев — Карпаты | 9 | 17 | 8 | 61,5 | 9 | 15 | 7 | 58,3 | 13 | 12 | 7 | 58,7 |
| Киев — Крым | 9 | 11 | 7 | 70,0 | 9 | 8 | 4 | 47,0 | 13 | 9 | 6 | 57,1 |
| Карпаты — Крым | 17 | 11 | 11 | 78,5 | 15 | 8 | 5 | 43,4 | 12 | 9 | 8 | 66,0 |

Примечание. а — число видов в I биотопе, б — число видов во II биотопе, в — число общих видов.

подобно лиственным породам, наблюдаются два максимума заселения грибами — осенний и летний. Причиной этого могут служить отличия в составе хвои ели и сосны.

Преобладающие в данном биотопе породы во многом определяют общую динамику микофлоры на опавших листьях и хвое. Так, для Карпат, где преобладают ели и пихты, характерно снижение значений КОЗ начиная с осени, в то время как в равнинных лесах и в Крыму, где преобладают лиственные породы, мы наблюдаем характерные для них два максимума КОЗ. По данным Saffling и Smith (1974), при разложении подстилки также наблюдаются два максимума интенсивности этого процесса — осенний и летний (рис. 17), т. е. максимумы заселения опавших листьев и хвои грибами, характерные для большинства лиственных пород и двух биотопов в целом, совпадают с максимумом разложения подстилки. Это свидетельствует об определяющей роли субстрата и степени его разложения в формировании характерной микрофлоры, с одной стороны, и ведущей роли грибов в разложении этих субстратов — с другой. Однако степень сходства трех изученных биотопов по составу грибов на опавших листьях и хвое зависит от сезона (табл. 25). Осенью наибольшей степенью сходства характеризуются горные леса Карпат и Крыма, весной — равнинные леса и Карпаты, летом — снова горные леса Карпат и Крыма. По-видимому, здесь играют роль факторы влажности и температуры. Эти данные свидетельствуют о том, что помимо специфических субстратов большую роль в формировании состава микрофлоры на опавших листьях и хвое играют климатические условия данного биотопа.

В зависимости от климатических зон установлены отличия в динамике состава микрофлоры и общей заселенности грибами опавших листьев и хвои (рис. 15, 18). Осенью на свежеопавших листьях в равнинных лесах преобладают представители родов Trichoderma, Trichothecium и Cladosporium, в горных лесах Карпат — Cladosporium, Trichoderma, Verticicladium, Dactylella, Acremonium и Paecilomyces, в горных лесах Крыма, подобно равнинным лесам,— Cladosporium, Trichoderma и Trichothecium.

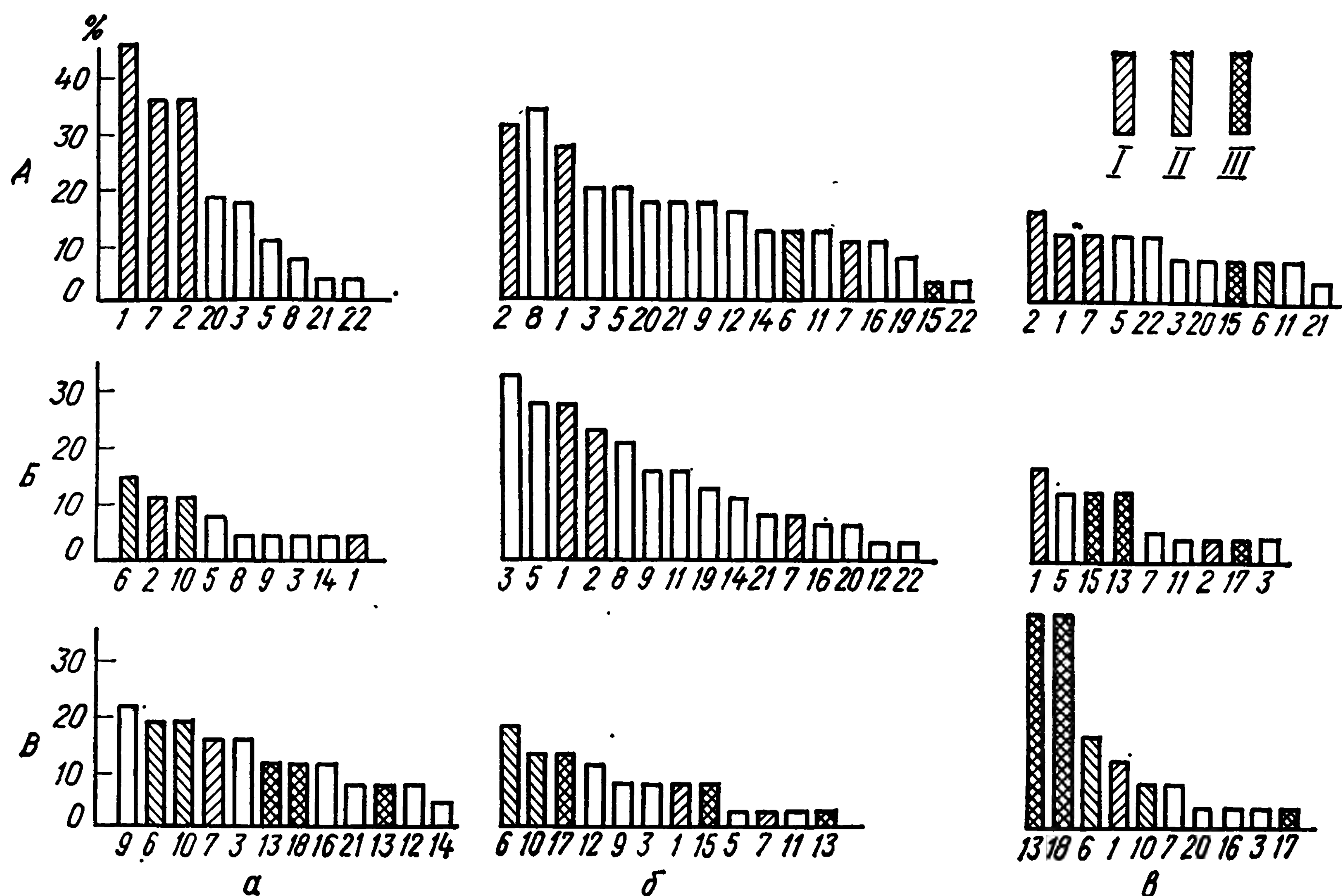



Рис. 18. Динамика состава гифомицетов на опавших листьях и хвое в лесах УССР (встречаемость, %):

А, Б, В — соответственно первый, второй и третий сроки исследования; *а* — равнинные леса, окрестностей Киева, *б* — горные леса Карпат, *в* — горные леса Крыма; *I* — характерные для первого срока, *II* — для второго, *III* — для третьего; *1* — Trichoderma, *2* — Cladosporium, *3* — Verticicladium, *4* — Acremonium, *5* — Dactylella, *6* — Penicillium, *7* — Trichothecium, *8* — Hormiactella, *9* — Paecilomyces, *10* — Chaetomium, *11* — Verticillium, *12* — Dactylaria, *13* — Stachybotrys, *14* — Thysanophora, *15* — Sporotrychum, *16* — Arthrobotrys, *17* — Gliocladium, *18* — Ostracoderma, *19* — Endophragmia, *20* — Acremonium tubakii, *21* — A. bactrocephalum, *22* — A. strictum.

Ранней весной после таяния снега на опавших листьях и хвое в равнинных лесах грибов становится меньше, меняется и их состав. Преобладают грибы родов Penicillium и Chaetomium, встречается Cladosporium. В Карпатах также наблюдается уменьшение количества грибов, но состав микофлоры не изменяется. По-прежнему преобладают представители родов Dactylella, Paecilomyces, Verticicladium, Trichoderma и Cladosporium. В Крыму, при общем более низком содержании грибов на опавших листьях и хвое, их больше на северном склоне. Преобладают Trichoderma и Stachybothrys.

В третий, наиболее поздний период, в июне, когда степень разложения опавших листьев и хвои наиболее высока по сравнению с первыми двумя сроками, в равнинных лесах снова наблюдается повышение содержания грибов на опавших листьях и хвое, их состав резко отличается от состава предыдущих периодов. Здесь преобладают Paecilomyces, Penicillium и Chaetomium, появляются в значительных количествах Gliocladium, Stachybotrys и Ostracoderma, не выделявшиеся в предыдущие сроки, не встречается Cladosporium.

В горных лесах Карпат в этот период заселенность опавших листьев и хвои грибами продолжает снижаться и резко изменяется состав. Преобладающими становятся Penicillium, Chaetomium и Gliocladium. Снижается встречаемость доминирующих в предыдущие сроки представителей родов Dactylella, Paecilomyces, Verticicladium и Trichoderma, не выделяется Cladosporium.

В горных лесах Крыма, так же, как в равнинных, в этот период наблюдается повышение заселенности грибами опавших листьев и хвои, которое имеет место в лесах, расположенных как на северном, так и на южном склонах. Преобладают здесь Ostracoderma, Stachybotrys и Penicillium, не встречавшиеся в предыдущие сроки.

Наряду с существенными отличиями выявлены и общие закономерности, они касаются в основном сезонных изменений состава гифомицетов, связанных, по-видимому, со степенью разложения основного субстрата — опавших листьев и хвои.

Во всех исследованных климатических зонах выявлены ассоциации гифомицетов, последовательно сменяющие друг друга на опавших листьях и хвое в течение сезона (см. рис. 18).

Наиболее характерными для первой, осенней группы являются грибы родов Trichoderma, Trichothecium и Cladosporium, для второй, весенней — Penicillium и Chaetomium, для третьей, летней — Stachybotrys и Ostracoderma. Смена этих групп происходит поразному в различных климатических зонах. Наиболее четко выявлена она по срокам в равнинных лесах. В условиях влажного карпатского климата эта смена несколько затягивается, а в условиях сухого и жаркого Крыма, наоборот, ускоряется. Однако смена всех трех групп ясно прослеживается во всех исследуемых районах.

Определение встречаемости отдельных родов грибов на опавших листьях и хвое различных пород с достоверностью показало их строгую субстратную приуроченность к определенным древесным породам (рис. 19). Так, Thysanophora penicilioides встречается лишь на хвое ели и пихты. Только на хвое встречаются представители рода Endophragmia, преимущественно на хвое — грибы родов Verticicladium и Verticillium. Иногда наблюдается более узкая видовая приуроченность. Например, Acremonium bacterocephalum встречается преимущественно на хвое, в то время как A. strictum и A. tubaki — на лиственных и хвойных породах.

Представители таких широко распространенных родов, как Trichothecium и Arthrobotris, постоянно встречавшихся на опавших листьях самых различных пород, ни разу не были обнаружены на хвое. Виды родов Stachybotrys и Ostracoderma также предпочитают лиственные породы.

Существуют и такие роды грибов, представители которых встречаются на самых различных породах как лиственных, так и хвойных. Это — Penicillium, Cladosporium, Trichoderma и др.

После выделения двух заметно отличающихся групп грибов, встречающихся лишь на листьях и на хвое, для остальных по

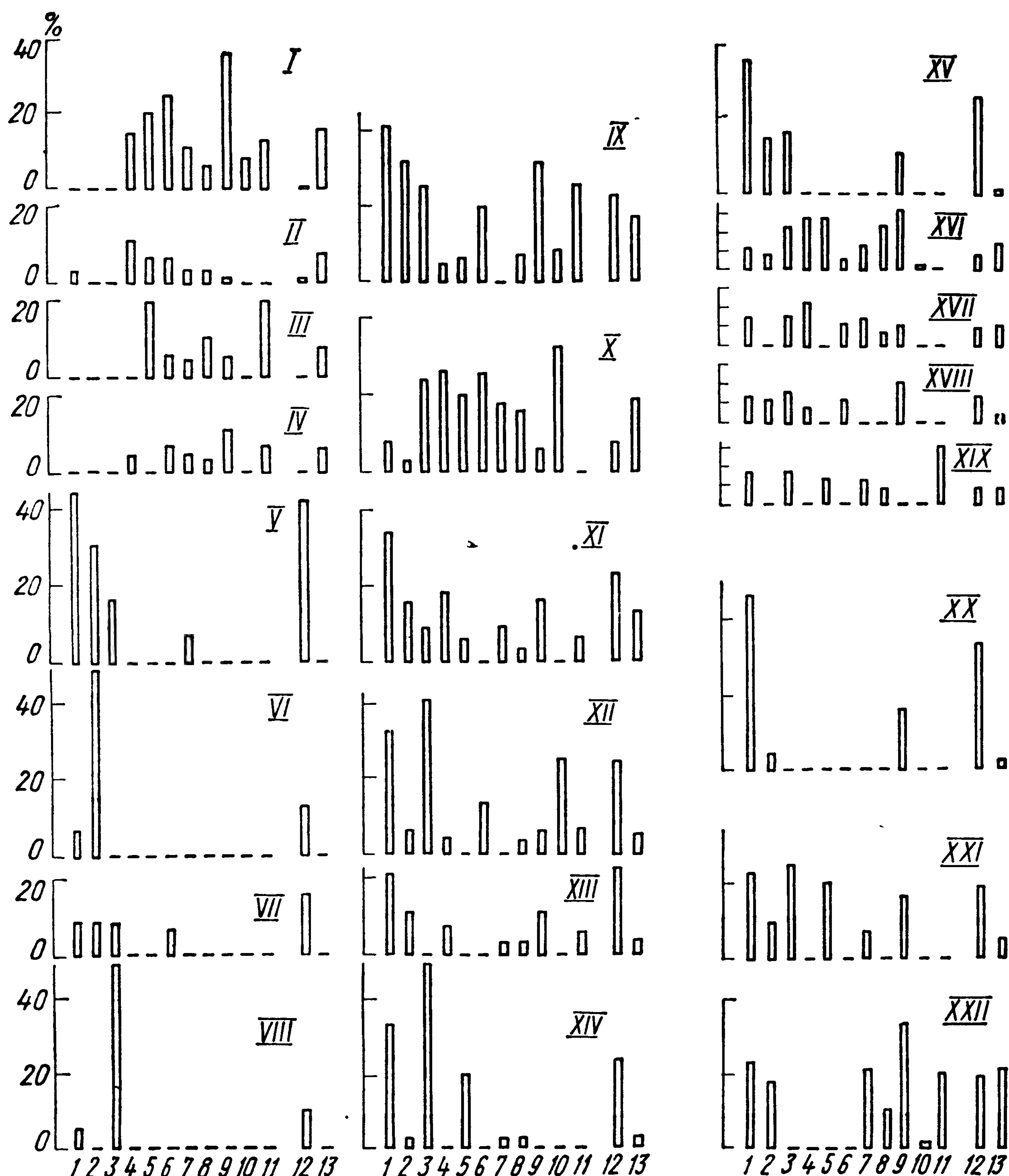



Рис. 19. Встречаемость (%) различных родов грибов на опавших листьях и хвое в лесах УССР:

*1* — ель обыкновенная, *2* — сосна обыкновенная, *3* — пихта белая, *4* — береза бородавчатая, *5* — осина, *6* — ольха черная, *7* — бук лесной, *8* — граб обыкновенный, *9* — дуб обыкновенный, *10* — груша обыкновенная, *11* — дуб скальный, *12* — хвойные, *13* — лиственные; *I* — Trichothecium, *II* — Arthrobotrys, *III* — Stachybotrys, *IV* — Ostracoderma, *V* — Verticicladium, *VI* — Thysanophora, *VII* — Verticillium, *VIII* — Endophragmia, *IX* — Trichoderma, *X* — Cladosporium, *XI* — Acremonium, *XII* — Dactylella, *XIII* — Penicillium, *XIV* — Hormiactella, *XV* — Paecilomyces, *XVI* — Chaetomium, *XVII* — Dactylaria, *XVIII* — Glioladium, *XIX* — Sporotrychum, *XX* — Acremonium bactrocephalum, *XXI* — A. strictum, *XXII* — A. tubakii.

коэффициентам сходства был построен дендрит, позволивший выделить еще две группы и две подгруппы (схема 6).

Таким образом, комбинация родов грибов, флористически характерная для опавших листьев и хвои, была разбита на четыре однородные группы:

**Распределение родов грибов на группы по их встречаемости на опавших листьях и хвое различных древесных пород равнинных и горных лесов УССР**

| Группа | Род грибов |
| --- | --- |
| I. Встречаются только на лиственных породах | Trichothecium |
| | Arthrobotrys |
| | Stachybotrys |
| | Ostracoderma |
| II. Встречаются только на хвойных породах | Verticicladium |
| | Thysanophcra |
| | Verticillium |
| | Endophragmia |
| III. Встречаются преимущественно на хвойных породах | Trichoderma |
| | Gliocladium |
| | Paecilomyces |
| | Penicillium |
| | Dactylella |
| IV. Встречаются как на лиственных, так и на хвойных породах | |
| ближе к Gliocladium | Acremonium |
| | Dactylaria |
| | Cladosporium |
| ближе к Paecilomyces | Hormiactella |
| | Sporotrichum |
| | Chaetomium |

Приуроченность грибов к опавшим листьям и хвое определенных древесных пород не случайна. Значительную роль здесь играет отличие в составе опавших листьев и хвои разных пород. Как уже отмечалось, для хвойных характерно значительное содержание органического вещества и высокая кислотность, для лиственных, наоборот, высокое содержание зольных элементов и низкое pH. Неслучайно, что у хвойных коэффициент общего заселения грибами, как правило, выше, чем у лиственных (см. рис. 16).

Сопоставляя данные по основному химическому составу опавших листьев и хвои древесных пород и приуроченности к ним различных родов грибов, можно заметить, что представители родов Verticicladium, Thysanophora, Verticillium и Endophragmia предпочитают субстраты с высоким содержанием органического вещества и высокой кислотностью, в то время как Trichothecium, Arthrobotrys, Stachybotrys и Ostracoderma — с высоким содержанием зольных элементов и низкой кислотностью.

Поскольку древесные породы существенно отличаются по встречаемости на их опаде различных родов грибов, нам представилась возможность также разделить их на однородные группы. Определив коэффициенты сходства между ними и построив дендрит, мы выделили три однородные группы (схема 7).

Первую группу составили хвойные, вторую — дуб, граб, ольха и осина, третью — бук и береза. Такое четкое разделение пород на лиственные и хвойные по встречаемости на опавших листьях и хвое различных грибов еще раз подчеркивает их неоднородность как субстратов для роста этих грибов.

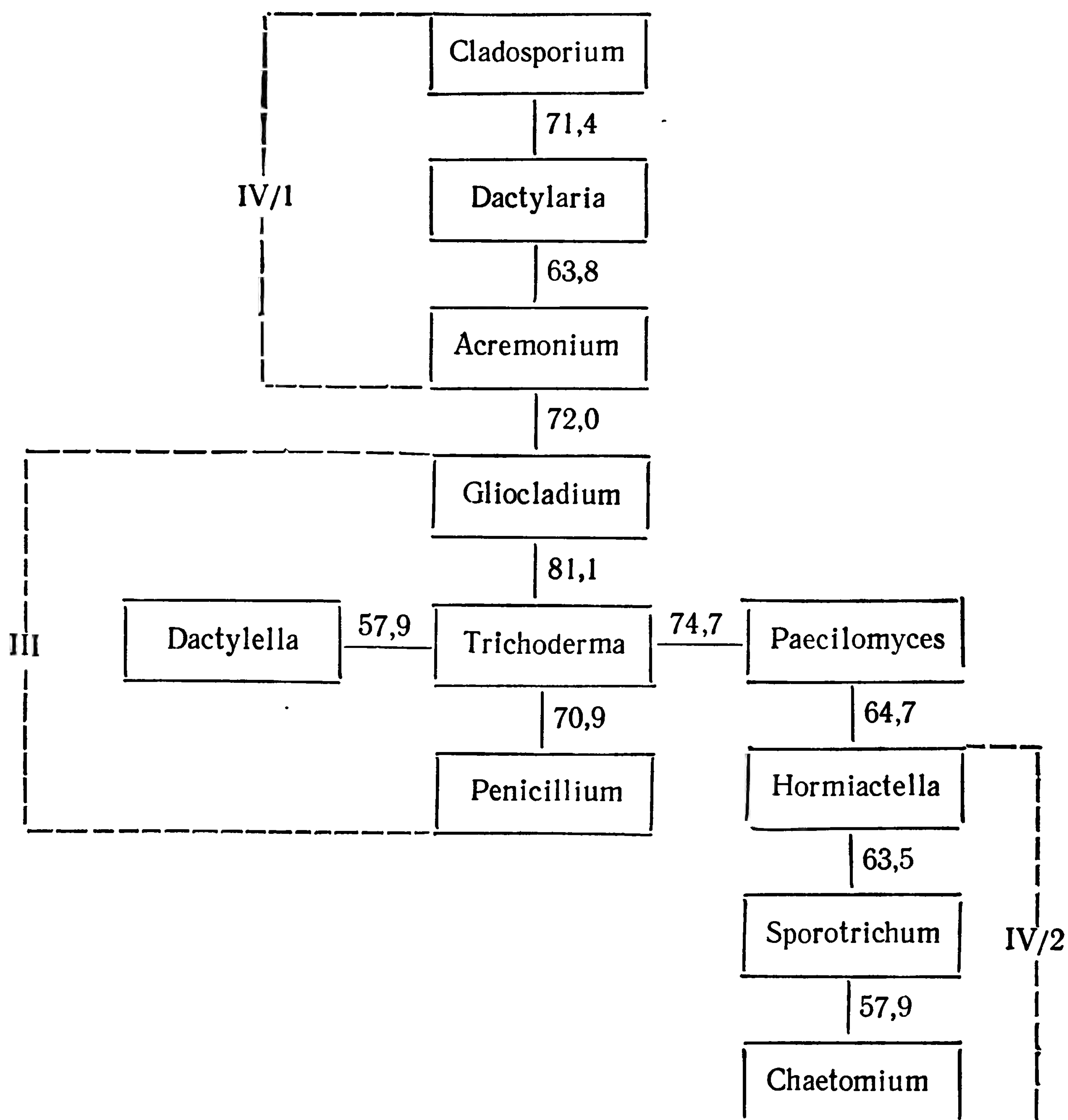



Схема 6. Распространенность 11 родов грибов на опавших листьях и хвое (цифры — коэффициенты сходства).

Приуроченность грибов к опавшим листьям и хвое различных древесных пород обусловливает в определенной мере и их приуроченность к разным биотопам, в которых данные породы преобладают. Так, грибы рода Paecilomyces встречаются в основном на опавших листьях и хвое в Карпатах, лишь в летний период в равнинных лесах и не встречаются в Крыму. В равнинных лесах на опавших листьях и хвое редко встречаются грибы родов Verticillium, Stachybotris и Ostracoderma, наиболее характерные для Крыма, и т. д.

Для характеристики физиологической активности гифомицетов, специфичных для опавших листьев и хвои, у выделенных культур определяли пероксидазную и целлюлазную[1] активность (Борисова, и др., 1978).

[1] Определение целлюлазной активности проводил Ю. В. Лизак.

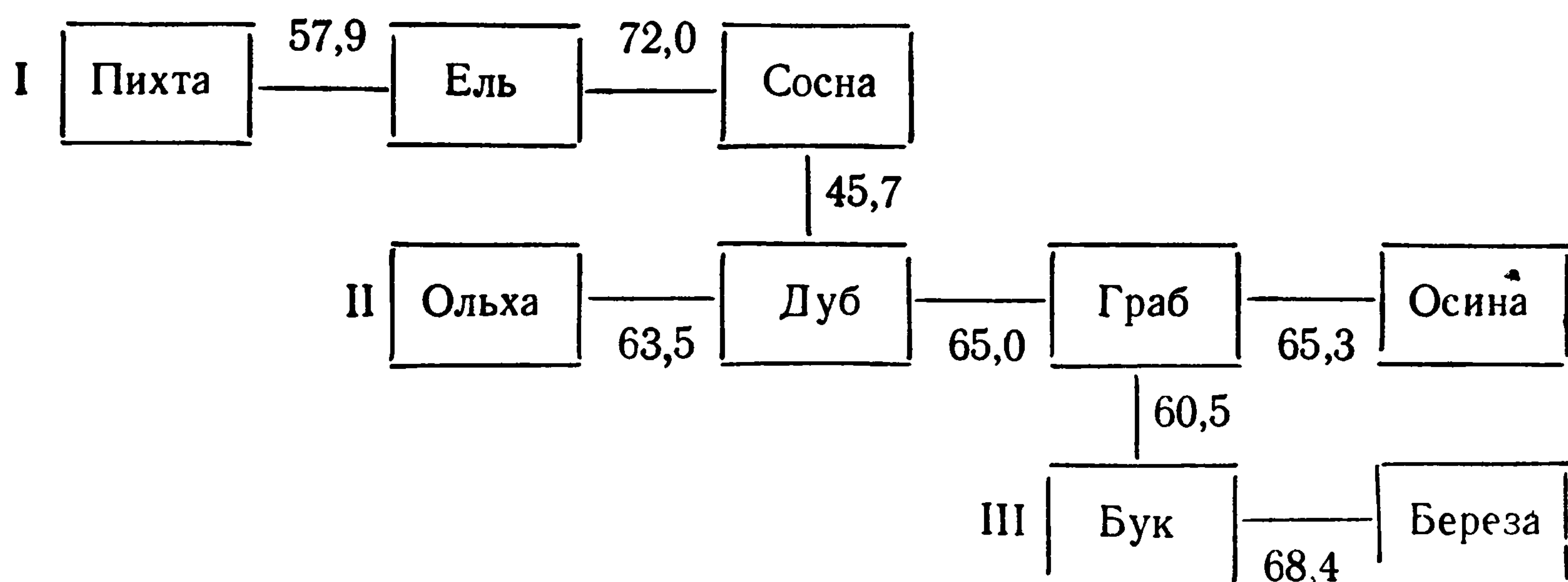



Схема 7. Состав грибов на опавших листьях и хвое различных древесных пород (цифры — коэффициенты сходства).

Выбор именно этих двух ферментов был основан на том, что, по мнению некоторых авторов, они могут служить показателями для разделения дереворазрушающих грибов на две основные физиологические группы: целлюлозо- и лигнинразрушающие (Рипачек, 1967). Поскольку опавшие листья и хвоя по составу во многом близки к древесине, мы сочли возможным провести параллель между этими двумя экологическими группами грибов, объединенными сходными субстратами и функциями.

Целлюлозоразрушающие грибы разлагают с помощью своих гидролитических экзоэнзимов только полисахаридную часть древесины. Окислительных экзоэнзимов, способных перерабатывать лигнин, целлюлозоразрушающие грибы в субстрат не выделяют. В отличие от них лигнинразрушающие грибы выделяют наряду с гидролитическими экзоэнзимами специфические оксидазы, разрушающие лигнин, находящийся в тесной связи с целлюлозой и другими полисахаридами.

Разделение грибов на целлюлозо- и лигнинразрушающие в культуре основано на их способности выделять оксидазы в среду (так называемая проба Бавендама).

H. Lyr (1956, 1958) и др. считают, что за разложение лигнина ответственны два фермента — лакказа и пероксидаза. Хотя функция пероксидазы в разложении лигнина еще окончательно не доказана, она может служить показателем наличия у грибов окислительных экзоферментов и принадлежности их к группе лигнинразрушителей.

Проследим за распространенностью и активностью представителей этих двух основных физиологических групп микромицетов на опавших листьях и хвое. Прежде всего сравним количество активных штаммов среди культур, выделенных с опавших листьев и хвои деревьев в разных биотопах (рис. 20). Если процент штаммов, обладающих целлюлазной активностью, примерно одинаков во всех биотопах, то процент штаммов с пероксидазной активностью явно выше в равнинных лесах.

Сопоставляя данные по заселенности опавших листьев и хвои грибами и их активности, мы не находим корреляции. По-види-

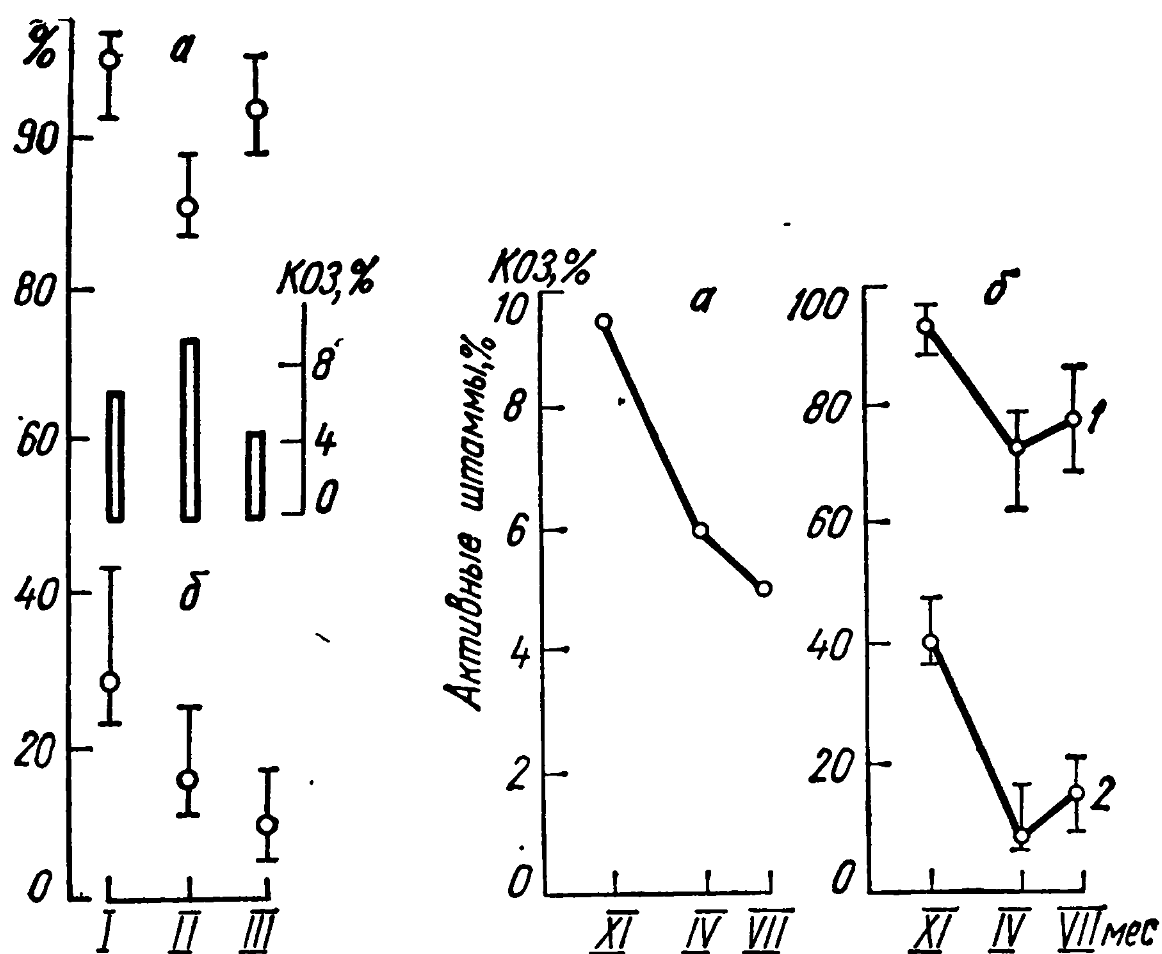



Рис. 20. Количество активных штаммов грибов (%) в разных биотипах:

*а* — целлюлаза, *б* — пероксидаза; *I* — окрестности Киева, *II* — Карпаты, *III* — Крым.

Рис. 21. Влияние сезона на общую заселенность субстратов грибами (*а*) и их ферментативную активность (*б*):

*1* — целлюлаза, *2* — пероксидаза.

мому, слабая заселенность субстратов грибами свидетельствует не о низкой активности, а лишь о том, что специфичность субстрата может ограничить развитие отдельных групп или видов грибов и селекционировать группы, способные его разлагать. Такая специфическая группа может обладать повышенной ферментативной активностью.

Относительно высокий процент активных пероксидазообразующих штаммов в равнинных лесах, по сравнению с горными, свидетельствует об активизации здесь лигнинразрушающих грибов.

На рис. 21, *б* представлены изменения пероксидазной и целлюлазной активности у гифомицетов, выделенных с опавших листьев и хвои по срокам. Характер кривых одинаков для этих ферментов, но уровень целлюлазной активности значительно выше. Наиболее высок процент

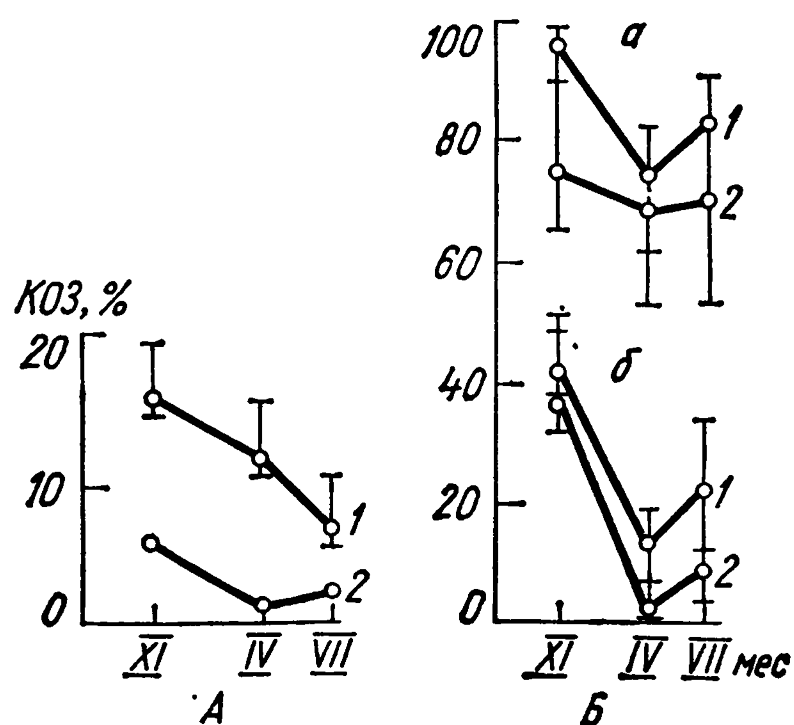



Рис. 22. Заселенность грибами опавших листьев и хвои (*А*) и ферментативная активность этих грибов (*Б*):

*1* — листья, *2* — хвоя; *а* — целлюлаза, *б* — пероксидаза.

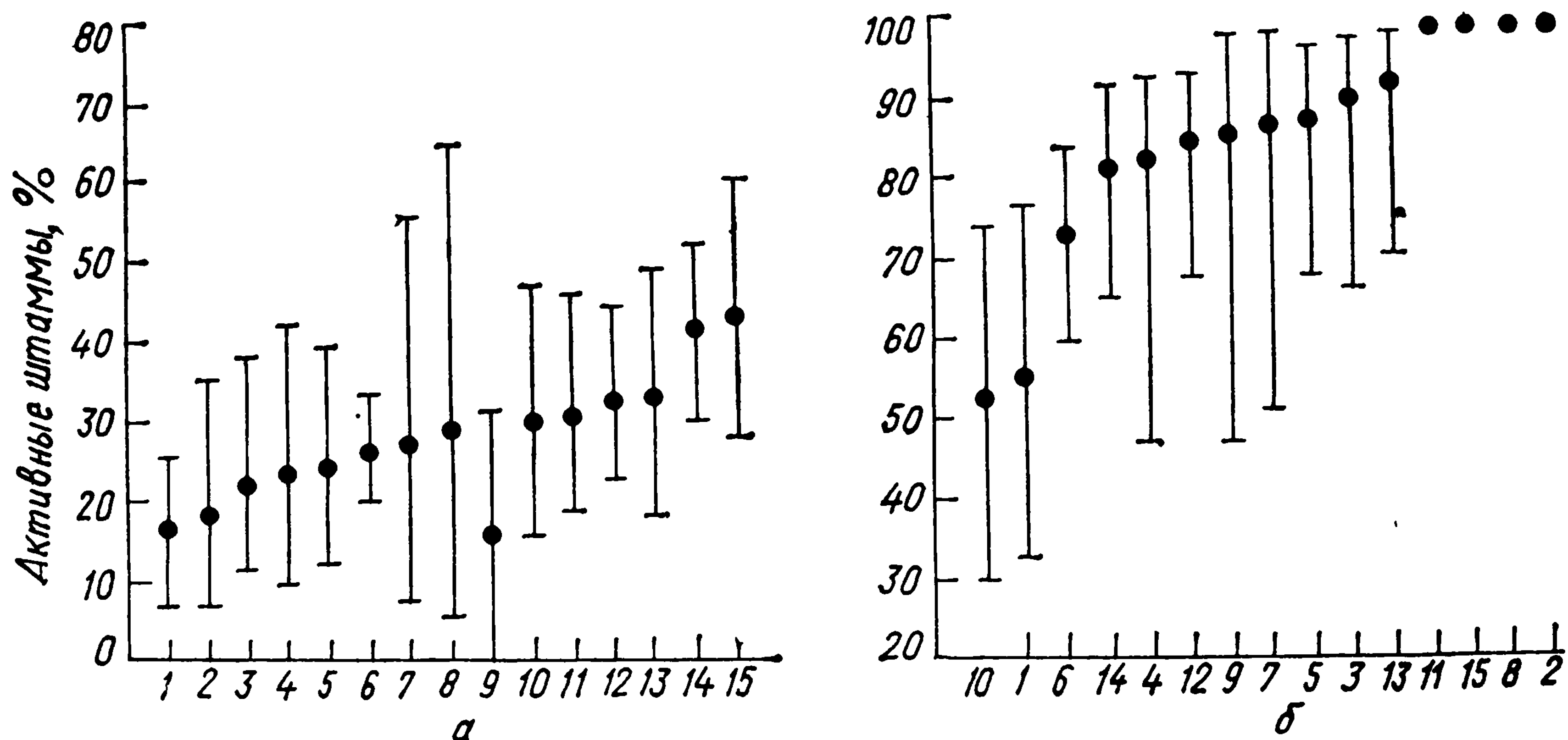



Рис. 23. Ферментативная активность грибов, выделенных с опавших листьев и хвои разных древесных пород:

*а* — пероксидаза, *б* — целлюлаза; *1* — сосна обыкновенная, *2* — дуб скальный, *3* — пихта белая, *4* — сосна крымская, *5* — ольха черная, *6* — ель обыкновенная, *7* — дуб пушистый, *8* — клен-явор, *9* — клен полевой, *10* — дуб обыкновенный, *11* — груша обыкновенная, *12* — бук лесной, *13* — граб обыкновенный, *14* — береза бородавчатая, *15* — осина.

активных штаммов как у пероксидазообразующих, так и у целлюлозоразрушающих грибов осенью, в период листопада. Летом наблюдается некоторое повышение активности по сравнению с весной (второй максимум). Сравним эти кривые с кривой общей заселенности грибами опавших листьев и хвои (рис. 21, *а*). Осенние максимумы совпадают, а летом наблюдается снижение коэффициента общей заселенности видов грибов при повышении ферментативной активности. Однако мы рассматривали общие данные по опавшим листьям и хвое, а в их заселенности грибами имеются определенные отличия (рис. 22, *А*). Проследим, отличается ли ферментативная активность у грибов, выделенных с опавших листьев, от ферментативной активности грибов с опавшей хвои (рис. 22, *Б*). Во-первых, ферментативная активность грибов, выделенных с листьев, значительно выше, чем у грибов, выделенных с хвои. При этом у грибов, выделенных с листьев, характер кривых целлюлазной и пероксидазной активностей одинаков и соответствует характеру кривой КОЗ, имея два минимума. У грибов, выделенных с хвои,

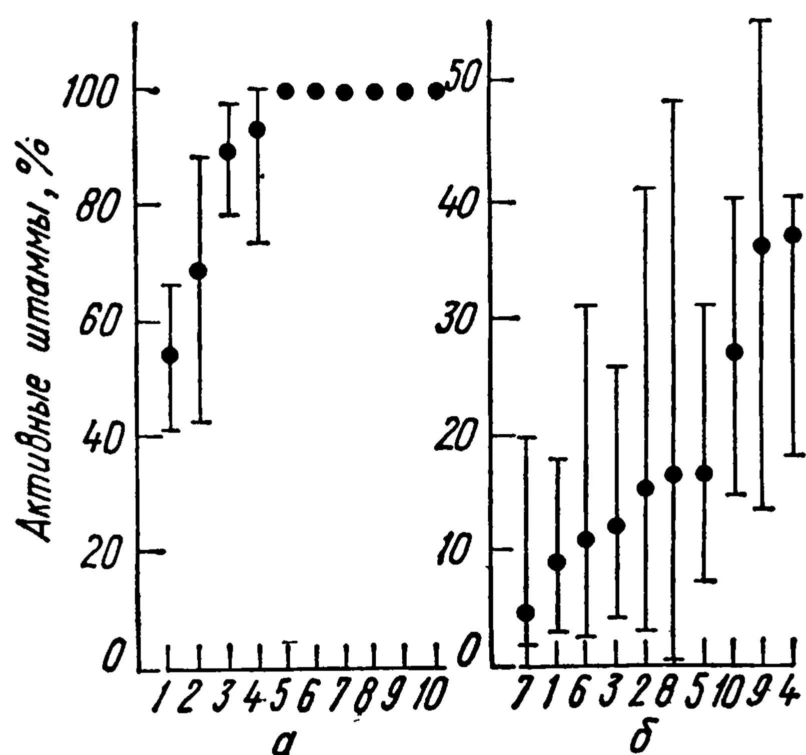



Рис. 24. Ферментативная активность представителей разных родов грибов:

*а* — целлюлаза, *б* — пероксидаза; *1* — прочие светлоокрашенные, *2* — Gliocladium, *3* — Penicillium, *4* — Chaetomium, *5* — Trichoderma, *6* — Trichothecium, *7* — Cladosporium, *8* — Spadicesporium, *9* — Stachybotrys, *10* — прочие темноцветные.

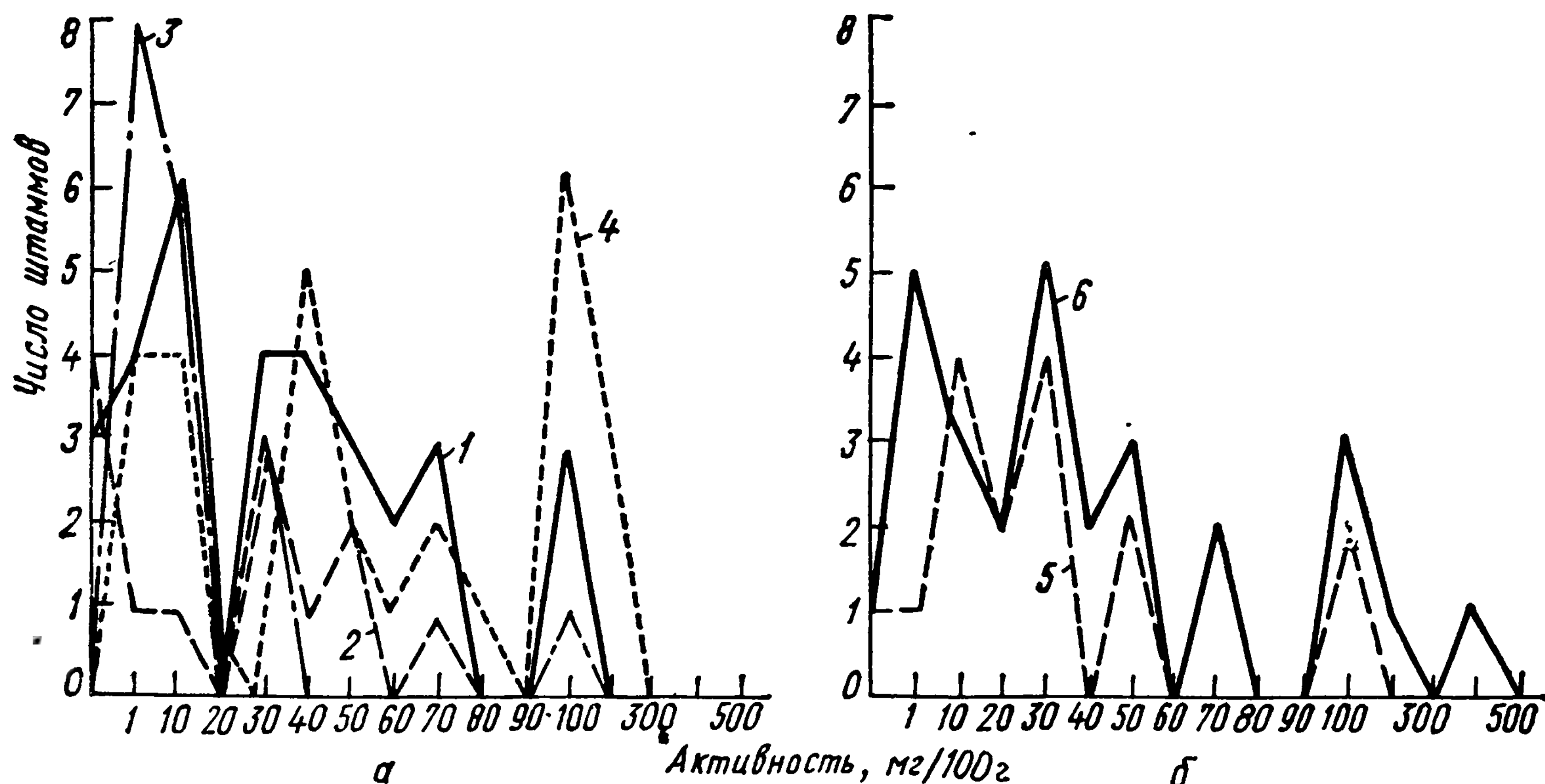



Рис. 25. Распределение частот ферментативной активности светлоокрашенных грибов и Chaetomium:

*а* *1* — Penicillium, *2* — Gliocladium, *3* — Trichothecium, *4* — Trichoderma; *б*: *5* — прочие светлоокрашенные, *6* — Claetomium.

кривая пероксидазной активности имеет два характерных максимума, а кривая целлюлазной активности отличается, имея вид почти прямой линии. Она соответствует характеру кривой КОЗ для опавшей хвои. По-видимому, здесь сказывается отличие в сроках опадания листьев и хвои. Поступление свежеопавшей хвои весной повышает общую заселенность ее грибами и их целлюлазную активность, сглаживая различия между осенним и летним максимумами.

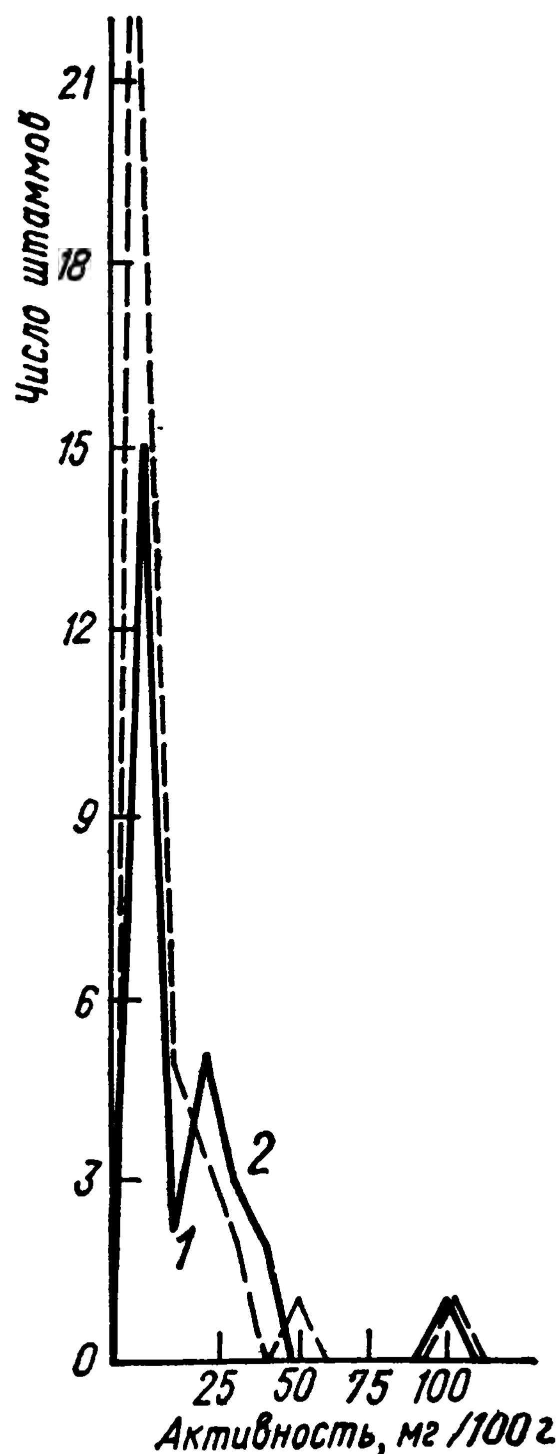



Рис. 26. Распределение частот ферментативной активности темноцветных грибов:

*1* — Cladosporium, *2* — прочие темноцветные.

Эти данные свидетельствуют о том, что на первых этапах разложения листьев активируются как целлюлозо-, так и лигнинразрушающие грибы, а на первых этапах разложения хвои — в основном целлюлозоразрушающие.

Как отмечалось выше, на опавших листьях процент активных целлюлазо- и пероксидазообразующих штаммов постоянно выше, чем на опавшей хвое. Проследим, как отличаются отдельные породы. Из рис. 23 следует, что наиболее высок процент пероксидазообразующих штаммов у грибов, выделенных с листьев березы и

осины, наименьший — с хвои сосны. Наибольший процент целлюлозоразрушающих штаммов среди грибов, выделенных с листьев груши, осины, клена-явора и дуба скального, наименьший — у грибов, выделенных с дуба обыкновенного, сосны и ели.

Представители разных родов грибов обладают неодинаковой пероксидазной и целлюлазной активностью. Как видно из рис. 24, наиболее высокой целлюлазной активностью обладают из светлоокрашенных — Trichoderma и Trichothecium, из темноцветных — Cladosporium, Spadicisporium, Stachybotrys и пр. Можно считать, что именно эти грибы, в основном выделяемые осенью, принимают самое активное участие в разложении целлюлозы и гемицеллюлозы свежеопавших листьев и хвои.

Наиболее высокой пероксидазной активностью отличаются представители родов Stachybotrys и Chaetomium, характерные для более поздних периодов, принимающие, по-видимому, активное участие в разложении лигнина.

Наиболее высоким процентом как целлюлазо-, так и пероксидазообразующих штаммов отличаются представители рода Stachybotrys и прочих темноцветных. Общая ферментативная активность светлоокрашенных грибов на опавших листьях и хвое значительно слабее, за исключением нескольких родов (Trichoderma, Trichothecium).

Из распределения частот целлюлазной активности светлоокрашенных и темноцветных гифомицетов (рис. 25, 26) мы видим, что характер полигонов различен. Если у светлоокрашенных частоты активностей распределяются в диапазонах 1—500, достигая по численности не более 8, то у темноцветных частоты распределяются в диапазоне 1—60, но по численности достигают 22. Это свидетельствует о том, что разница в активности светлоокрашенных и темноцветных грибов обусловлена принципиально различным распределением частот активностей, и это подчеркивает таксономическую разнородность этих двух групп, не всегда признаваемую систематиками.

Двухфакторный дисперсионный анализ данных, полученных при изучении микофлоры опавших листьев и хвои в различных типах лесов УССР, позволил выявить достоверные отличия в заселенности грибами опада различных древесных пород (рис. 27, 28).

Было установлено, что закономерности заселения грибами опавших листьев и хвои в различных типах леса обусловлены особенностями заселенности древесных пород, характерных для этих типов. По-видимому, решающую роль здесь играет строгая субстратная приуроченность большинства гифомицетов к определенным древесным породам, к их опавшим листьям и хвое, а тип леса с его свойствами (трофо- и гидротипы) оказывает в основном лишь косвенное влияние через растение (Борисова, Двойнос, 1977 б).

Постоянство биотического круговорота в экосистемах поддерживается соотношением скорости создания первичной продукции

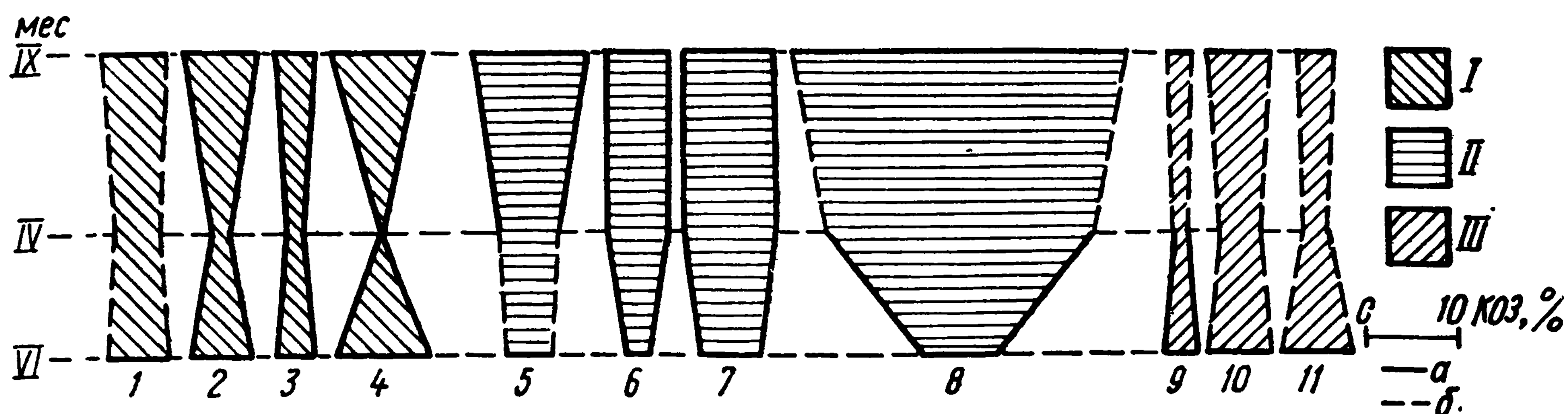



Рис 27. Заселенность гифомицетами опавших листьев и хвои в различных типах и группах леса:

*I* — равнинные леса, *II* — Карпаты, *III* — Крым; *а* — значительные отличия (*R* — 0.95), *б* — незначительные, *1* — боры, *2* — суборы, *3* — судубравы, *4* — дубравы, *5* — Предгорье, *6* —350—400 м н. у. м., *7* — 450—750, *8* — 1200—1350, *9* — 180—300, *10* — 550—750, *11* — 950—1050.

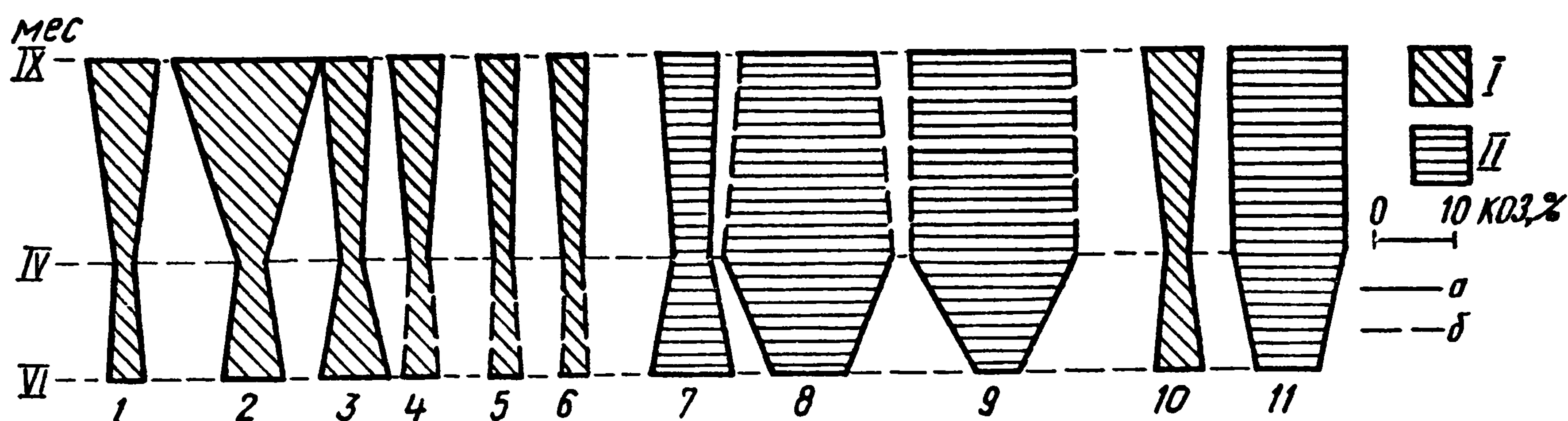



Рис. 28. Заселенность гифомицетами опавших листьев (*I*) и хвои (*II*) различных древесных пород.

Значения *а, б* те же, что и на рис 27; *1* — береза, *2* — осина, *3* — ольха и дуб, *5* — бук, *6* — граб, *7* — сосна, *8* — ель, *9* — пихта, *10* — лиственные, *11* — хвойные.

автотрофами и ее деструкции гетеротрофами. По мнению М. А. Голубца и соавт. (Голубец и др., 1982), проблема биотической деструкции органического вещества в почве является одной из важнейших в современной биогеоценологии. Детритная форма деструкции наиболее существенна в экосистеме, ее роль может сравниться лишь с автотрофным процессом, однако изучена эта форма очень слабо.

Проведенные исследования показали, что гифомицеты лиственного опада являются особым звеном детритного блока лесных биогеоценозов. Играя существенную роль в процессах детоксикации опада, снятия так называемого фенольного барьера, способствуя повышению доступности этого сложного растительного субстрата для деятельности более мощных деструкторов, гифомицеты могут влиять на весь ход процесса. Очень существенно наличие у них строгой субстратной приуроченности и постоянных основных функций при разложении этих субстратов.

В настоящее время работа направлена на изучение гифомицетов лесной подстилки на разных этапах ее разложения и выяснение функций гифомицетов в процессах деструкции и ресинтеза

органических веществ в опаде и подстилке. Исследования проводятся на фоне общего биохимического анализа подстилки и определения ее биотической активности (работа ведется в комплексе со Львовским отделением Института ботаники АН УССР).

Установление нормальных диапазонов изменчивости основных показателей функционирования гифомицетов в лесных биогеоценозах позволит выявлять отклонения, связанные с антропогенными нагрузками и действием возмущающих факторов биосферы, что, в свою очередь, может дать в руки исследователей надежные индикаторы для прогнозирования предстоящих изменений в ходе важнейших процессов деструкции в детритном блоке.

## ЭНТОМОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ В ПОЧВАХ

Энтомофильные грибы — экологическая группа грибов, выделяемая на основании одного главного признака — приуроченности их обитания внутри или на поверхности насекомых (Штейнхауз, 1952; Коваль, 1974).

Насекомые представляют собой субстрат, который существенно отличается от других не только составом белков, липидов, наличием хитина, но также подвижностью и обитанием в различных биотопах.

Почва является сложным компонентом биогеоценоза (или биокосным образованием типа синузии), в котором роль грибов обычно сводится к категории редуцентов, т. е. организмов, минерализующих органическое вещество (Сукачев, 1966). Однако исследования почвенной микофлоры, в том числе и энтомофильных грибов, дают основание значительно расширить это понятие, так как именно в почве происходят сложные процессы не только абиотического характера типа разложения органического вещества, но и биотического, как, например, поражение насекомых, чьи стадии развития проходят в почве; фунгистазиса; сохранение жизнедеятельности специальных покоящихся спор патогенных грибов и т. д. Вместе с тем почва представляет собой среду, свойства которой зависят от населяющих ее организмов различных типов и царств. Это система, в которой особенно четко проявляется единство, взаимопроникающая связь между организмом и средой (Вернадский, 1939). Несомненно, что и микофлору почвенных энтомофилов надо рассматривать в тесной связи с почвенной энтомофауной.

В настоящее время почвенная энтомофауна представляется как компонент биогеоценоза, который наряду с микроорганизмами играет огромную роль в процессах распада органических веществ и почвообразования. Почва как среда обитания для насекомых трактуется также как основной фактор эволюции, способствующий возникновению специфических преадаптаций в определенных геобиотопах (Гиляров, 1949). Предполагают, что переход предков насекомых водного образа жизни к наземному происходил в ре-

зультате определенных приспособлений к обитанию в почвах. Очевидно, этим можно объяснить наличие у насекомых из разных отрядов отдельных стадий, которые проходят свое развитие в почве (Кожанчиков, 1946). В связи с этим у насекомых возникли различные морфологические и физиологические особенности, обеспечивающие ответную реакцию на воздействие окружающей среды (Гиляров, 1949).

Для развития большинства насекомых — обитателей почвы — необходимы условия с определенными влажностью, температурой, типом почв и т. д. (Кришталь, 1936). При отрицательном воздействии на организм насекомого одного из этих факторов создаются благоприятные условия для развития патогенных для них грибов (Линдеман, 1927; Müller-Kögler, 1965).

До недавнего времени считалось, что микозы насекомых могут вызвать только специализированные виды энтомофильных грибов (Штейнхауз, 1952). Между тем грибы из родов Beauveria, Metarrhizium, Cephalosporium, Paecilomyces и др., которые известны как патогены насекомых, являются постоянными обитателями почв (Литвинов, 1967). В естественных биоценозах они могут значительно снижать численность популяций различных насекомых, а препараты из них находят все более широкое применение (Алешина, 1978, 1980; Рычков, 1981).

Исследования микозов различных насекомых, стадии развития которых проходят в почве, показали, что возбудителями их могут быть многочисленные виды обычных почвенных гифомицетов, известных как облигатные сапротрофы (Кальвиш, 1970—1976). Подобные факты меняют устоявшиеся взгляды на понятие «энтомофильные грибы» и классификацию взаимоотношений грибов и насекомых в различных биотопах. Несомненно, что в тех случаях, когда они бывают четко выражены, можно употреблять такие названия, как «энтомопатогенные грибы» (Евлахова, 1974). Однако этот термин имеет слишком узкое значение и пользоваться им надо очень осторожно. Более правильно классифицировать грибы, обнаруженные на насекомых, как возбудители микозов.

Анализ взаимоотношений грибов и насекомых усложняется еще и тем, что нет четко разработанных критериев для определения основных категорий — паразитизма и сапрофитизма. Поскольку грибы, поражающие насекомых, в этом аспекте изучены еще недостаточно, относить их к той или другой категории не только очень трудно, но и не всегда достоверно, за исключением известных патогенных видов.

Если возникает необходимость каким-то образом классифицировать предполагаемый характер воздействия грибов на насекомых, то считаем возможным выделять следующие категории: патогенные, симбиотрофные; факультативные сапротрофы; истинные сапротрофы, поражающие только насекомых; сапротрофы, которые встречаются также в почве и на других субстратах различного происхождения, в том числе и на хитине отмерших насекомых.

Наблюдения над больными насекомыми в природе показали, что часто в условиях почвы встречаются совместные инфекции. Обычно они вызываются грибами и бактериями или грибами и вирусами. Даже при наличии в погибших насекомых таких известных патогенов, как энтомофторовые грибы, в большем или меньшем количестве довольно часто обнаруживаются и бактерии. Предполагают, что бактерии проникают в организм насекомых быстрее, чем грибы, так как даже в условиях почвы они способны быстрее размножаться и обеспечивать высокий инфекционный фон. Попадая в кишечник насекомого, бактерии выделяют токсины, чем значительно ослабляют его и тем самым повышают восприимчивость к грибной инфекции. В случае инфицирования грибным патогеном, обладающим высокой вирулентностью и агрессивностью, происходит угнетение бактерий, и насекомое погибает в конечном счете от микоза (Кальвиш, Живерикин, 1974; Кальвиш, 1976). Подобный механизм, очевидно, осуществляется и при совместном действии небольших концентраций химических ядов и препаратов грибов (Теленга, 1968). Правильность этого предполагаемого механизма совместного действия подтверждается использованием комбинированных препаратов на основе грибов и бактерий, как, например, энтомобактерина и боверина (Кондря, 1966; Кривенцов, Опанасюк, 1971).

Подобное воздействие на насекомых нескольких микроорганизмов из различных таксонов не предусмотрено в установившихся понятиях, что еще раз доказывает условность перечисленных категорий взаимоотношений грибов и насекомых.

С точки зрения экологии, почва является комплексной гетерогенной средой, населенной микроорганизмами и животными различных таксономических групп, которые входят в биотическое сообщество. Обычно считают, что это — экологическая единица, обладающая независимой энергетикой, т. е. ассоциация симпатрических видов, играющих комплементарные роли в питании и энергетике (Грант, 1980). Обитающие в почве энтомофильные грибы находятся в сложных взаимоотношениях не только с насекомыми, но и с различными видами почвенных грибов, других микроорганизмов и ризосферой высших растений. Количество их в почве, а также способность поражать насекомых не могут не учитываться, поскольку они оказывают регулирующее влияние на численность отдельных популяций насекомых, а следовательно, и на все биотическое сообщество.

Биогенный слой почвы ежегодно обогащается хитином за счет погибших насекомых. Разложение его осуществляется различными группами микроорганизмов. Деятельность энтомофильных грибов в почве можно рассматривать и с точки зрения участия их в разложении хитина и хитинсодержащих веществ в остатках насекомых.

Очевидно, насекомые и хитин отмерших организмов можно классифицировать как источник питания и энергии, к потреблению

которой приспособлены только отдельные виды, способные обеспечивать за счет них максимально возможный рост.

Таким образом, можно выделить две категории экологической дифференциации энтомофильных грибов: 1) конкурентные в отношении поражения живых насекомых и 2) конкурентные в отношении заселения погибших насекомых и их остатков. Следовательно, насекомые и хитин являются своеобразной экологической нишей, которую заселяют узкоспециализированные виды грибов или их формы. Несомненно, что эти категории слишком относительны и выделяются нами условно для более удобного анализа имеющихся данных. К сожалению, энтомофильные грибы с точки зрения компонентов биогеоценозов изучены очень мало, и работы, посвященные отдельно обсуждению этого вопроса, пока отсутствуют.

К постоянным почвенным обитателям относятся энтомопатогены из родов Entomophthora, Massospora, Sorosporella, Tarichium (пор. Entomophthorales), Beauveria, Cephalosporium, Metarrhizium, Paecilomyces (пор. Moniliales), виды которых поражают вредителей сельскохозяйственных и лесных культур, снижая численность популяций насекомых, и играют важную роль в агробиоценозах как регулирующие компоненты.

Основное отличие агробиоценозов от естественных биоценозов состоит в том, что вместо исторически сложившегося многовидового растительного покрова начинает преобладать одна культура, а почвенные условия после соответствующих обработок полностью нарушаются. Поэтому агробиоценозы можно рассматривать как модель, в которой особенно легко проследить закономерности отбора, управляющие формированием комплекса консументов первого и последующих порядков (Гиляров, 1980).

Особенности формирования энтомофауны в агробиоценозах освещены довольно подробно (Гиляров, 1980; Затямина, Черненко, 1981). Это в какой-то степени помогает составить представление и о тех экологических факторах, которые влияют на формирование почвенной энтомофильной микофлоры.

В агробиоценозах выделяют три категории обитания насекомых: обитатели травостоя, поверхности и более глубоких слоев почвы (Гиляров, 1949). В топографии размещения насекомых в отдельных стациях и участках агробиоценоза также существуют свои закономерности: одни сосредоточиваются по краям поля, другие — в центре, третьи — равномерно по всему полю.

В связи с интенсификацией сельского хозяйства изменились и условия формирования энтомофауны в агробиоценозах (Затямина, Черненко, 1981). На весь агробиоценоз оказывает влияние ряд факторов: агротехника (глубина и способ вспашки), севооборот, заселенность сорняками, химическая обработка. Кроме того, эти факторы обычно действуют на меняющемся климатическом фоне.

Насекомых — обитателей травостоя — обычно поражают грибы, покоящиеся стадии которых сохраняются и накапливаются

в почве. Это Entomophthora grylli (Fres.) Novak, поражающая в стадии имаго различных саранчовых (отр. Orthoptera), E. sphaerosperma Fres., встречающаяся на различных насекомых, E. aulicae (Reichard) Fres.— на гусеницах златогузки (отр. Lepidoptera), E. elateridiphaga Turian — на щелкунах (отр. Orthoptera), Massospora cleoni и M. bothynoderi Romanewitsch — на свекловичном долгоносике (отр. Coleoptera), Tarichium gammae Weiser, T. inexspectatum Jacz., T. megaspermum Cohn и E. virescens Thaxter — на видах совок (отр. Lepidoptera). Эти грибы известны как возбудители эпизоотий и их роль как регулирующего фактора ограничения численности популяций насекомых представляется в биоценозе очень важной (Ячевский, 1913; Батко, 1957; Давыдова, 1963; Викторов, 1965; Евлахова, 1971).

Данные по грибным эпизоотиям, в частности энтомофторозам, предложено использовать для составления прогнозов массового размножения вредителей (Поспелов, 1932; Яхонтов, 1953; Пономарчук, 1966). В основу метода положено выявление больных насекомых на ранних стадиях заболевания. Правильный прогноз эпизоотии дает большой экономический эффект. Так, в ряде районов УССР в 1959—1961 гг. были отмечены предпосылки для возможности прогноза эпизоотии златогузки, вызываемой Enthomophthora aulicae, в связи с чем была снята программа мероприятий по химической обработке и сэкономлено 100 тыс. р. (Лаппа, 1962). Подобные результаты получены при изучении эпизоотий энтомофтороза у совки-гаммы (Евлахова, Швецова, 1967), фитономуса (Яхонтов, 1953), гороховой тли (Воронина, 1960), капустной белянки (Осипау, 1968).

Прогнозирование грибных эпизоотий представляется еще более надежным и перспективным на основании разработки и применения новых методов микроскопирования почвы и непосредственного выявления и подсчета в ней различных морфологических структур грибов.

Во втором ярусе обитания насекомых — на почве — удается обнаружить погибших насекомых, фитофагов, которые поражены в основном видами грибов, характерными для первого яруса. Некоторых из них легче обнаружить в специально выкопанных ловчих ямах, как, например, для свекловичного долгоносика. На почве под подстилкой в местах зимовки насекомых распространены многие виды грибов, общие для первого и третьего ярусов.

Основным ярусом обитания энтомофилов является почва. К сожалению, интервалы глубины распространения в ней даже широко известных видов установить пока невозможно из-за отсутствия данных. Очевидно, в дальнейшем при проведении специальных исследований удастся выявить закономерности многих сторон жизнедеятельности почвенных энтомофилов. В настоящее время они изучены еще недостаточно даже в видовом отношении, о чем свидетельствует выделение новых видов и родов грибов на банальных видах насекомых.

При исследовании биологии слепней (сем. Tabanidae, отр. Diptera) в условиях Киевского Полесья (окрестности Киева) был обнаружен интересный патоген, который сначала описали как Coelomomyces milkoi Dudka et Koval (Дудка и др., 1973), а после более тщательного изучения выделили в новый монотипный род — Tabanomyces Couch, Andreeva, Laird et Nolan, относящийся к порядку Entomophthorales (Couch et al., 1979). Биология и экология этого патогена в настоящее время изучены довольно подробно (Андреева, 1977). Интенсивность развития гриба в целом в значительной мере зависит от количества возбудителей инфекции, проникающих в организм, состояния и размеров особи и особенно от влажности почвы и температуры, т. е. жизнедеятельность этого вида как компонента данного биогеоценоза полностью подчинена влиянию всех его определяющих факторов.

Значительный интерес представляют энтомофторозы личинок типулид. Личинки широко распространенного вида Tipula paludosa Meig. известны как серьезные вредители многих культур в условиях высокого увлажнения. Они выходят из яиц, отложенных в почву, в конце лета — начале осени, питаются подземными частями различных растений до поздней осени, зимуют в этих же синузиях, а затем весной продолжают питание, окукливаясь летом. Несмотря на то что типулиды, как и слепни, характеризуются высокой экологической пластичностью в смысле полифагии, низкая расселительная способность ювенильных стадий обусловливает повышенную подверженность поражению. На территории Украины личинки различных типулид (Limnophila sepium Verr., Tipula truncorum Mg., T. alpium Berger, T. rubripes Schum., T. pseudoirrorata Goetgh., T. simulans Sav. и Pales tenuipes Ried.) на 4—81,3 % бывают поражены Entomophthora tipulae Fres. (Коваль, Савченко, 1965, 1967). Развитие гриба связано с высокой влажностью почвы и температурой воздуха в пределах 10—26 °С.

Особое место по вредоносности в различных агробиоценозах занимают совки (отр. Lepidoptera). Их насчитывают более 580 видов (Ключко, 1978), однако заметной численности достигают ежегодно лишь несколько десятков, отличающихся широтой трофических связей и экологической валентности. На территории УССР на личинках, куколках и гусеницах, отнесенных к 12 видам, обнаружены микозы, значительно влияющие на численность отдельных популяций (Бабчук и др., 1978).

Для всех обнаруженных видов энтомофторовых (табл. 26) характерна обильность поражения всех стадий. Несомненно, что первичная инфекция происходит в условиях почвы, но часто явные признаки заболевания обнаруживаются при достижении гусеницами средних и особенно старших возрастов. Довольно часто в условиях сбора в натурных условиях не удается обнаружить очевидных признаков поражения, которые начинают проявляться внезапно при соответствующих экологических условиях. Отмечены случаи, когда пораженные грибами гусеницы совки С-черное окукливались, гибель их происходила либо на стадии

Таблица 26. **Возбудители грибных заболеваний совок в УССР (по сборам 1975—1978 гг.)**

| Гриб | Совка | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | щавелевая | ольховая | озимая | восклицательная | совка-ипсилон | С-черное | капустная | отличная | огородная | бледная полосатая | ивовая | гамма |
| Sorosporella uvella (Bass.) Giard. | + | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| Tarichium gammae Weiser | | | | + | + | + | | + | | | | + |
| T. inexspectatum Jacz. | | | | | | + | | | | | | |
| Aspergillus flavus Lk. ex Fr. | + | + | | | | + | + | | | + | | |
| Beauveria bassiana (Bals.) Vuill. | | | | | | | | | + | | | |
| Metarrhizium anisopliae (Metch.) Sor. | | | | | | + | | | | | + | |
| Paecilomyces varioti Bain. | + | | + | | | + | + | + | + | + | | + |

куколки, либо формировалась уродливая бабочка, которая не могла расправить крылья и погибала через 20—30 ч после отрождения. При вскрытии таких бабочек наблюдались дегенерировавшие репродуктивные органы, а на экзувии — различные структуры гриба (обычно, покоящиеся споры), вызывающего поражение (Коваль, Ключко, 1981). Интересно отметить изменения в преобладании и распространении грибных патогенов. Так, наиболее патогенным для совки-гаммы (Phytometra gammae Z.) был Tarichium inexspectatum Jacz., который описан в 1931 г. известным русским микологом А. А. Ячевским как новый для Ленинградской области. В последующие годы сведения о его распространении в доступной печати не появлялись. В 1973 г. мы обнаружили одну погибшую от этого патогена гусеницу в окрестности Краснодара и только в 1978 г. в большом количестве гриб отмечен на территории УССР (Донецкая, Кировоградская, Запорожская, Днепропетровская и Харьковская обл.). В каждом сборе насчитывалось до 30 % погибших куколок.

T. inexspectatum довольно трудно диагностировать, поскольку описание его не дает четких критериев для распознавательного отличия от близких видов таких, как T. gammae Weiser, описанного значительно позже (Weiser, 1965). Однако обилие пораженных насекомых свидетельствует об изменяющемся равновесии близких видов грибов и близких видов насекомых.

В течение 1975—1978 гг. наблюдалось резкое изменение видового состава совок, приуроченных к определенным биогеоценозам. В те годы, когда отмечались повсеместные вспышки численности совки С-черное, преобладал и T. inexspectatum. Однако когда

численность популяций этой совки значительно снизилась в результате ряда факторов, включая и микозы, преобладающими на ней стали и другие виды грибов — T. gammae и Sorosporella uvella. Эти же виды поражают не только один вид совки, как T. inexspectatum, но отмечены и на многих других (табл. 26). Не все виды, входящие в состав биоценоза, одинаково реагируют на присходящие в виде сукцессии изменения. Более эврибионтные виды легче переносят изменения, чем более стенобионтные, популяции которых при однотипных изменениях среды обречены либо на гибель, либо на миграцию в другие местообитания, более соответствующие их жизненным потребностям (Гиляров, 1980). Формирование ареалов энтомофильных грибов полностью подчиняется этим закономерностям.

Перечисленные представители энтомофторовых грибов в условиях почвы поражают в основном преимагиальные стадии. И лишь один вид — E. terrestris Gres et Koval — может поражать взрослых особей. Вид этот сравнительно молодой и, очевидно, сформировался в условиях конкурентных взаимоотношений с другими видами энтомофтор, приуроченных к тлям (Гресь, Коваль, 1982).

В течение многих лет для культуры свеклы наиболее опасным вредителем считался свекловичный долгоносик, на численность популяций которого заметное влияние оказывало поражение специфическими видами энтомофилов — Massospora cleoni и M. bothynoderi. Проведение интенсивной борьбы со свекловичным долгоносиком позволило почти уничтожить его, что не могло не сказаться на существовании присущих ему энтомопатогенов, которые в настоящее время почти не встречаются. Одним из опаснейших вредителей сахарной свеклы становится прикорневая тля (Pemphigus betae Doane). О поражении ее энтомофторовыми грибами впервые было сообщено американскими исследователями еще в 1916 г. Большое количество свекловичной корневой тли, погибшей от энтомофтороза, наблюдалось в штатах Колорадо, Калифорния и в провинции Альберта. Во всех случаях гриб был идентифицирован как E. aphidis Hoffm., т. е. отнесен к наиболее распространенному виду, поражающему тлей разных родов и видов и приуроченных к различным растениям (Гресь, 1975).

В СССР заболевания свекловичной корневой тли были отмечены во второй половине августа 1959 г. на полях Октябрьского сахарного комбината (Полтавская обл.). Здесь наблюдали на маточной культуре сахарной свеклы массовый выход бескрылых особей тли из почвы и заселение ими листьев и черешков растения. Через два-три дня эти особи погибали. Численность пораженных тлей не поддавалась учету. Через несколько лет подобная картина наблюдалась и в других районах Полтавской области, а также в Сумской и Киевской областях. Гриб был отнесен к виду Entomophthora thaxteriana Petch (Гресь, 1975). К концу 70-х годов энтомофторозы корневой свекловичной тли были обнаружены еще в Харьковской, Черкасской и Николаевской области. Более тщательное изучение их возбудителя позволило установить новый

вид — E. terrestris Gres et Koval, который легко отличается от известных не только морфологией, но и специфичной биологией (Гресь, Коваль, 1982).

Регулирующими факторами возникновения и течения энтомофтороза корневой свекловичной тли являются температура и влажность почвы. Развитие гриба в теле тли начинается при температуре почвы 3—4 °С и влажности 95—100 %. В этих условиях конидиеобразование происходит замедленно, конидии отбрасываются на незначительное расстояние. При повышении температуры до 10—15 °С при этом же уровне влажности процесс конидиеобразования значительно усиливается. При снижении влажности до 50—60 % конидиеобразование и отбрасывание конидий прекращаются и гриб образует покоящиеся споры. При повышении влажности конидиеобразование может возобновиться, однако после последующей двойной-тройной смены температур и влажности этот процесс не возобновляется, насекомое мумифицируется, тело его полностью заполняется покоящимися спорами и легко распадается на мельчайшие частицы при надавливании на него, освобождая при этом огромное количество спор.

Наиболее массовое поражение корневой свекловичной тли наблюдалось в колониях с высокой численностью особей на глубине 40 см. В местах вспышки эпизоотии свекла полностью освобождается от вредителя, лишь единичные особи здоровых тлей могут сохраняться в горизонтах почвы ниже 40 см. В тех случаях, когда корнеплоды не засохли, они быстро восстанавливают корневую систему и продолжают развиваться.

Массовое развитие гриба наблюдается обычно в сентябре, после выпадения осадков, которые повышают влажность почвы. Температура почвы в этот период постепенно снижается и на глубине 10 см достигает 10—15 °С. Пораженная грибом тля в массе выходит на поверхность, заселяет листья и черешки с обеих сторон и погибает. При этом отмечены особи всех стадий: от личинки первого возраста до взрослой партеногенетической самки. Особи, пораженные в сильной степени, погибают на черешках и у основания листьев или остаются на поверхности почвы. Менее пораженные особи успевают выползать на более высокие части растений. Во многих очагах гибель тли происходит непосредственно в почве.

Корневая свекловичная тля живет в условиях значительно ограниченного пространства, поэтому распространение инфекции может происходить только от одной особи к другой, питающейся рядом, а также при помощи активно передвигающихся в почве личинок первого возраста. Определенную роль в распространении инфекции могут играть и личинки хищника тли — тауматомии (Taumatomia sp.), которые в поисках пищи могут транспортировать на своем теле конидии энтомофторы в здоровые колонии корневой тли на других растениях (Гресь, 1975).

Эта четко выраженная приуроченность к обитанию в почве и реакция на изменение влажности и температуры свидетель-

ствуют об экологической дифференциации E. terrestris, возникшей в связи с быстрым расселением вида-хозяина — корневой свекловичной тли.

Возможно, что этот вид энтомофторы выделился на основе одной из популяций — E. aphidis или E. thaxteriana, которые поражают листовую свекловичную тлю в этих же геобиоценозах в тот период, когда было нарушено равновесие численности особей корневой и листовой свекловичных тлей.

Способность E. terrestris к быстрому расселению внутри и за пределами ареала по сравнению с другими видами энтомофтор, поражающих листовых тлей, свидетельствует о ее агрессивности и высоком потенциале патогенности.

В любых агробиоценозах на погибающих и погибших особях различных насекомых довольно часто встречаются различные представители мукоральных и гифомицетальных грибов — обычных почвенных обитателей, за которыми прочно закрепилось понятие «сапротрофы». В результате более тщательных исследований больных насекомых, пораженных в почве, получены факты, свидетельствующие о необходимости пересмотра такого подхода. В настоящее время получены сведения о выявлении на насекомых из различных отрядов видов грибов — типичных представителей почвенной микофлоры. Для ряда видов аспергиллов, пенициллиев, фузариев доказана их способность поражать живых насекомых в лабораторных условиях (Гомоюнова, Кальвиш, 1968, 1971; Андреева, 1977; Рыбальченко, Гопкало, 1980).

При исследовании микофлоры слепней с целью поиска наиболее активных патогенов, снижающих численность популяций их в условиях Киевского Полесья, было обнаружено, что основным регулирующим фактором являются микозы личинок, находящихся в почве (Коваль, Андреева, 1971). В тех случаях, когда личинки разных видов слепней не подвергались инфицированию Tabanomyces milkoi, гибель их вызывалась рядом гифомицетальных грибов. На одном из опытных участков заливного луга (окрестности Киева) установили видовой состав грибов в почве на разных глубинах, где преимущественно обитают личинки слепней, и попытались сравнить его с теми видами, которые обнаруживались в этих же условиях на погибших и больных насекомых. Сравнительный анализ видов грибов, выделенных из почвы и обнаруженных на личинках слепней в условиях одного опытного участка, дает возможность сделать ряд интересных выводов.

Оказалось, что только три вида были общими, причем лишь один из них — B. bassiana — энтомопатогенный (табл. 27). В этом плане интересно найти критерии установления возникающей агрессивности почвенных гифомицетов в отношении насекомых. Если можно еще как-то объяснить, почему на личинках слепней обнаружены виды грибов, характерные для почв, но не отмеченные именно на этом опытном участке (такие, как A. fumigatus, F. solani var. argillacea, Cl. herbarum и P. digitatum), которые могли попасть на мигрирующие личинки в других расположенных

Таблица 27. **Сравнительный анализ видов грибов, выделенных из почвы и обнаруженных на личинках слепней в условиях одного опытного участка**

| Грибы, выделенные из почвы | Глубина отбора проб, см | | | Грибы, обнаруженные на личинках слепней в почве | Глубина отбора проб, см | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 20 | 35 | 50 | | 20 | 35 | 50 |
| Aspergillus flavus Link ex Fr. * | + | + | + | Aspergillus flavus | — | + | + |
| A. ochraceus Wilhelm | + | + | — | A. fumigatus Fres. | — | + | + |
| A. repens (Corda) Sacc. | + | + | — | Beauveria bassiana | + | + | + |
| A. terreus Thom | + | + | + | Fusarium avenaceum | + | + | + |
| A. wentii Wehmer | — | + | — | F. solani var. argillacea | — | — | + |
| Beauveria bassiana (Bals.) Vuill. * | + | + | + | Metarrhizium anisopliae (Sor.) Metch. | + | + | + |
| Fusarium avenaceum (Fr.) Sacc. * | — | + | + | Penicillium digitatum Sacc. | — | + | — |
| F. lateritium Nees. | — | + | — | Cladosporium herbarum Link ex Fr. | + | + | + |
| F. moniliforme Scheld. | — | + | + | | | | |
| F. sambucinum Fuck. | + | + | + | | | | |
| Paecilomyces varioti Bain. | + | — | — | | | | |
| Penicillium cyclopium Westl. | — | + | + | | | | |
| P. luteum Zukal | — | — | + | | | | |
| Scopulariopsis brevicaulis (Sacc.) Bain. | — | + | — | | | | |
| Trichoderma lignorum (Tode) Harz. | + | + | + | | | | |

рядом участках почвы, то для объяснения, почему же не проявили агрессивности в отношении личинок слепней виды грибов, обнаруженные в почве, даже такие признанные энтомофилы, как Paecilomyces varioti, нужны серьезные исследования. Возможно, это связано с возникновением определенных штаммов, у которых проявляется способность расширить трофические возможности в создающихся конкурентных ситуациях.

Не менее важным, интересным и трудным для объяснения является вопрос об избирательном поражении насекомых грибами, разными в отношении существующих представлений о патогенности. Обычно даже при массовом поражении насекомых в различных биоценозах энтомофторовыми грибами параллельно наблюдается гибель многих особей от видов грибов, патогенность которых не признана (Гресь, 1975; Андреева, 1978).

Заслуживает внимания обнаружение Mucor sp. на личинках слепня (Chrysops relictus) в засоленных почвах Черноморского заповедника. Места обитания этого слепня неразрывно связаны с засоленными песчаными участками морских побережий, однако трудно было предположить поражение его грибами в таких жестких условиях (Коваль, Андреева, 1971). Очевидно, поражение насекомых грибами в почвах может осуществляться гораздо чаще и в более широких зональных границах, чем мы предполагаем на основании имеющихся данных.

Особый интерес представляют массовые поражения насекомых, вызываемые грибными патогенами. Грибные эпизоотии насекомых наблюдаются в различных ценозах и разных климатических зонах. В некоторых случаях они имеют большое значение и быстро

снижают численность популяций опасных вредителей. Однако условия возникновения эпизоотий исследованы далеко недостаточно. Установившееся мнение, что для массового развития грибных патогенов необходимы высокие влажность и температура, не объясняет все сопутствующие явления и, очевидно, возникновение эпизоотий зависит от многих факторов. Невыясненным остается вопрос, как происходит накопление инфекционного начала, которое сопровождается «волнами», поскольку на следующий год после эпизоотий обычно массовой гибели насекомых не наблюдается, хотя инфекционный фон в почве достигает высокого уровня. Периодичность возникновения некоторых эпизоотий исчисляют десятками лет, хотя есть ценозы, где они проявляются для отдельных насекомых более или менее стабильно (Коваль, 1962). Возможно, что здесь играют решающую роль физиологические и биохимические свойства грибных патогенов, которые в конечном счете накапливаются и сохраняются в почве, попадая в нее вместе с пораженными насекомыми и растительными остатками, на которых они зимуют.

В межэпизоотический период покоящиеся споры энтомопатогенов находятся в динамическом равновесии, которое возникает при определенном взаимодействии абиотических и биотических факторов в конкретных условиях биотопа. Одним из таких факторов является процесс фунгистазиса (или микостазиса), который представляет собой широко распространенный феномен подавления прорастания спор грибов в почве при благоприятных для них условиях температуры и влажности. Более глубокие исследования по фунгистазису касаются фитопатогенных грибов и некоторых почвенных сапрофитов, однако даже имеющиеся сведения относительно энтомопатогенных грибов дают основание считать, что это явление универсальное (Кальвиш, 1980; Шарапов, Кальвиш, 1981).

Фунгистазис пытаются объяснить следующими гипотезами: 1) действием нелетучих соединений, содержащихся в почве; 2) действием летучих веществ различной природы; 3) утилизацией почвенными микроорганизмами экссудатов спор грибов, что приводит к истощению в них питательных веществ (Lockwood, 1977).

Гипотезы Дж. Локвуда находят подтверждение и вместе с тем значительно расширяются при исследовании фунгистазиса у энтомофильных грибов. Это явление не постоянно и, очевидно, его надо рассматривать в тесной связи с конкретным биогеоценозом. При этом необходимо учитывать динамику сукцессионных изменений в ассоциациях высших растений, насекомых и микроорганизмов, обитающих в данном биогеоценозе.

Для наиболее распространенных видов энтомопатогенных грибов установлено, что степень фунгистатичности зависит от биологической активности почвы, которая, в свою очередь, определяется различными факторами: температурой, влажностью, выделениями корней растений и т. д. Это подтверждается изме-

нением фунгистазиса в зависимости от сезона года и приуроченностью его к глубине почвенного профиля.

Из семи типов почв Западной Сибири наибольшим угнетающим действием по отношению к энтомофильным грибам Beauveria bassiana, Metarrhizium anisopliae, Paecilomyces farinosus и P. fumoso-roseus обладают чернозем, черноземно-луговая и серые лесные почвы. Фунгистатический эффект этих почв выражается не только в подавлении прорастания спор энтомопатогенов, но и в наиболее сильном угнетении роста и реализации их репродуктивной способности (Кальвиш, 1980).

В дерново-сильноподзолистой, дерново-среднеподзолистой, дерново-слабоподзолистой, дерново-глеевой, темно-серой лесной оподзоленной почвах и черноземе выщелоченном угнетение спор у исследуемых энтомопатогенных видов наиболее четко наблюдается в горизонте 2—20 см (Шарапов, Кальвиш, 1981).

Достоверное влияние сезонности и количества гумуса на фунгистазис прослеживается только для энтомопатогенных грибов B. bassiana, P. farinosus и P. fumoso-roseus. Летом подавление прорастания спор этих видов колебалось в зависимости от почвы в пределах 67,5—99,0 %, зимой снижалось до 16,4—68,8 %. Весной и осенью данные приближались к промежуточным значениям и составляли 58,1—86,7 %. Темно-серая лесная почва и чернозем выщелоченный, отличающиеся высоким содержанием гумуса (соответственно 5,6 и 8,1 %), сильнее угнетают прорастание спор B. bassiana, P. farinosus и P. fumoso-roseus (от 43,4 % зимой и до 99 летом), чем более бедные дерново-подзолистые почвы, содержащие гумуса 2,9—4,0 % (от 16,4 % зимой до 87,3 летом). Наиболее сильно во всех почвах и во все сезоны года угнетаются споры M. anisopliae — 83,9—100 % (Шарапов, Кальвиш, 1981).

Чувствительность к фунгистазису спор энтомофильных грибов зависит от их таксономической принадлежности. Изучение динамики прорастания спор, роста и развития в течение семи дней показало, что наибольшее увеличение количества проросших спор наблюдается у P. farinosus, незначительное — у B. bassiana и P. fumoso-roseus. Исключение составляет лишь M. anisopliae, у которого число проросших спор оставалось на одном уровне в течение всего опыта. Очевидно, этот гриб обладает более низкой энергией прорастания, а именно этот фактор оказывает значительное влияние на чувствительность спор к фунгистазису (Кальвиш, 1980). Незначительное прорастание спор M. anisopliae в дальнейшем компенсируется быстрым ростом и удлинением ростовых трубочек, образованием типичного разветвленного мицелия и формированием спороносных структур (Шарапов, Кальвиш, 1981).

Значительное влияние на фунгистазис спор энтомопатогенных грибов оказывает ризосфера растений. На лугово-болотных осолоделых почвах не оказывали влияние на фунгистазис спор грибов B. bassiana, M. anisopliae, P. farinosus и P. fumoso-roseus следующие растения-эдификаторы: лобазник вязолистный, василистник простой, тростник обыкновенный, серпуха венценосная, крово-

хлебка лекарственная. Подобный эффект наблюдался на черноземных луговых почвах с такими растениями: тимофеевкой луговой, клевером луговым и ползучим, овсом посевным, пыреем ползучим, коноплей посевной, крапивой обыкновенной, девясилом британским, мятликом узколистным и рожью озимой. Корневые выделения моркови, капусты и картофеля наиболее значительно снижают фунгистазис по отношению к B. bassiana, P. farinosus и P. fumoso-roseus, а огурцов и помидоров в некоторой степени провоцируют прорастание спор B. bassiana и M. anisopliae и совершенно не действуют на споры P. farinosus. Споры P. fumoso-roseus индифферентны к корневым выделениям огурцов (Шарапов, Кальвиш, 1981). Такое избирательное влияние корневых выделений дикорастущих и культурных растений можно объяснить тем, что агробиоценозы обычно больше населены вредителями, которые в определенных условиях подвергаются грибным эпизоотиям.

Несмотря на то что имеются многочисленные сведения о распространении грибов в почвах и их приуроченности к ценозам в различных экологических условиях, при исследовании процессов фунгистазиса микофлора этих почв почему-то не учитывалась. Высказывается лишь предположение, что в данной экологической нише главным фактором является количество микробов-антагонистов, создающих дефицит питательных веществ и выделяющих нелетучие и летучие ингибиторы (Кальвиш, 1980).

Исследование этих вопросов имеет огромное значение для прогнозирования эпизоотий, а также является основой для применения грибных препаратов. В любом случае, когда возникает необходимость ограничения численности популяций вредителей с помощью этих препаратов, следует учитывать почвенную микрофлору данной территории и наличие энтомофильных грибов. Иначе можно нанести непредвиденный вред биогеоценозам, нарушив сложившееся равновесие.

Поскольку такие энтомопатогены, как Beauveria, Metarrhizium, Paecilomyces и т п., являются обычными обитателями почв, можно обсуждать вопрос, стоит ли применять препарат на их основе и тем самым вносить в почву те грибы, которые в ней уже имеются. Возможно, в таком случае лучше стимулировать активизацию имеющихся в почве спор грибов и искусственно вызывать эпизоотию.

Как стимуляторы можно использовать растворы сахаров, многоатомные спирты и, очевидно, различные углеводы и сложные соединения, снижающие фунгистатичность почвы. Наиболее выраженный стимулирующий эффект для спор грибов B. bassiana, M. anisopliae, P. farinosus и P. fumoso-roseus проявлялся при внесении в почву растворов сахарозы, мальтозы и глюкозы; несколько меньший — при внесении маннита, дульцита, рафинозы; ксилоза, сорбит и арабиноза усиливают ингибирующее действие в зависимости от вида гриба. Наиболее сильное стимулирующее влияние на исследуемые виды грибов оказывал хитин. При

добавлении его в почву угнетение прорастания спор снижалось в зависимости от вида гриба до 25,5—10,9 %, а скорость роста и формирование мицелия значительно увеличивались (Шарапов, Кальвиш, 1981). В лабораторных условиях споры грибов B. bassiana и M. anisopliae не прорастали на нестерильной почве, но после добавления к ней сегментов долгоносика прорастали соответственно на 88,7 и 98,0 % (Walstad et al., 1970). Эти опыты свидетельствуют о важности для жизнедеятельности почвенных энтомофильных грибов такого источника питания, как хитин. Уровень его содержания в почве, очевидно, относится к категории факторов, обусловливающих регулирование численности грибных патогенов в почвенных микробных ассоциациях. Исходя из этого, предполагают существование эволюционно сложившейся связи между грибными эпизоотиями насекомых и обильным накоплением хитинсодержащих веществ в почве, имеющим место в годы массового размножения и естественной гибели насекомых (Шарапов, Кальвиш, 1981).

Хитин играет значительную роль в подавлении фитопатогенных грибов, обитающих в почве, и в зависимости от уровня его в определенных почвах оказывает действие на высшие растения, особенно бобовые (Maurer, Baker, 1963; Mitchell, 1963; Okafor, 1965, 1970). Сам хитин или комбинации его с другими органическими соединениями предлагают использовать в борьбе с фузариозами, поскольку эти вещества угнетают рост почвенных видов фузариев (Mitchell, Alexander, 1960, 1962; Buxton et al., 1965).

При этом возникает существенный вопрос: кто же осуществляет разрушение хитина в почве? Если следовать гипотезе относительно грибных эпизоотий, то можно предполагать, что разрушение хитинсодержащих остатков насекомых должно продолжаться теми же энтомопатогенными грибами, которые повинны в их гибели. Процесс разложения хитина в почве исследован еще мало. Имеются единичные работы, в которых освещаются вопросы, связанные с установлением микроорганизмов, участвующих в разрушении хитина, и их экологических особенностей.

Методом обычного отбора почвенных проб, выделением с помощью последовательных разведений и высева на среду с хитином удалось доказать участие в этом процессе различных групп микроорганизмов, в том числе грибов, и наметить родовой состав сукцессий (Jensen,1932; Skinner, Dravis, 1937; Veldkamp, 1955). Этот метод был раскритикован, поскольку полученные данные не были исчерпывающе достоверны, и в дальнейшем стали применять различные модификации метода прямой микроскопии образцов хитина в специальных ловушках, закапываемых в почву (Tribe, 1957; Gray, Bell, 1963; Okafor, 1966a).

В результате исследований, проведенных в умеренной и тропической зонах, было установлено, что механизм процессов разложения хитина в почве зависит от ряда экологических факторов, среди которых значительную роль играет климатический (Okafor, 1966). В умеренной зоне (Англия) максимальное количество гри-

бов на образцах хитина, экспонируемых в сельскохозяйственных почвах, было обнаружено при температуре 10 и меньшее — при 29 °C. Актиномицеты, наоборот, более обильно заселяли хитин при повышенной температуре и в тропической зоне. Привлекает внимание тот факт, что во всех вариантах этого опыта доминирующими микроорганизмами были грибы и бактерии. Особенно это характерно для тропической зоны при 29 °C в период между 30- и 75-ми сутками опыта.

Видовой состав всех обнаруженных грибов, к сожалению, не установлен, но общее количество изолятов с септированными и несептированными гифами было подсчитано. Оказалось, что в умеренной зоне независимо от температуры доминировали несептированные формы, в то время как в тропической — наоборот, септированные, а несептированные практически отсутствовали.

Заселение хитина происходило не одним видом гриба, а, как правило, ассоциациями, состав которых изменялся в зависимости от времени. В умеренной зоне (10 °C) на 75-й день наиболее многочисленными были гифы ризоктонии; с повышением температуры до 20 °C они вытеснялись видами родов Mucor и Mortierella, среди которых легко выявлялось незначительное количество колоний видов Aspergillus и Chaetomium (эти изоляты хорошо спороносили). В тропической зоне наибольшее количество разнообразных изолятов отмечено между 25- и 75-ми сутками, но спороношения не формировались, поэтому можно говорить лишь о доминирующих видах с многочисленными черными перитециями и общей морфологической характеристикой, специфичной для рода Thielavia. Интересно, что в контроле (стекла обрастания без хитина) для умеренной зоны доминирующими были виды рода Fusarium, а для тропической — рода Curvularia (Okafor, 1966a).

Исследовали также способность грибов заселять ризосферу культурных растений в агробиоценозах при добавлении хитина в почву. Размолотый обработанный хитин добавляли в почву (1 вес. %), на которой культивировали пшеницу. Из проб со всех опытных участков чаще всего выделялись штаммы родов Mortierella, Cephalosporium, Fusarium и Penicillium. Доминирующими были изоляты Mortierella, (причем эта разница более ощутима, чем в контроле), а также в варианте опыта с более длительной экспозицией хитина перед высадкой семян. Это свидетельствует о способности видов Mortierella ранее других заселять корни и ризосферу растений в хитинсодержащей почве (Okafor, 1970).

Аналогичные данные получены при внесении в почву не просто хитина, полученного лабораторным путем из экзоскелетонов ракообразных и каракатиц (Okafor, 1966a), но и хитина насекомых. В качестве объекта были выбраны наружные крылья (тегменты) саранчи (Schistocerca gregaria), которые содержат большое количество хитина. Белковые и другие компоненты крыльев удаляли путем депротеинизации и депарафинизации. Полученный хитиновый остов крыльев закапывали в почву, извлекали через определенные промежутки времени и устанавливали степень его разло-

жения. На обработанных крыльях заселение микроорганизмами было зафиксировано уже через месяц опыта. Как показали экологические наблюдения и исследование физиологических свойств выделенных микроорганизмов, хитин разрушается особой ассоциацией, состоящей из представителей разных таксонов. Среди грибов доминировали штаммы Mortierella sp., бактерий — Pseudomonas sp., актиномицетов — Streptomyces sp. Гифы грибов исчезали через 2,5 года, когда образцы полностью разрушались. Необработанные крылья (в контроле) сохранялись гораздо дольше и их можно было обнаружить после этого срока (Окафор, 1966; Okafor, 1966b).

Наибольший интерес представляют результаты исследования естественных лесных почв (Gray, Baxby, 1968). На опытных участках сосновых насаждений в Ланкашире (Англия) было установлено наличие хитина или его производных, определены видовой состав насекомых и других членистоногих, а также агарикальных грибов, которые обитают в данном ценозе и после отмирания являются источниками хитина в почве.

На участках почв, для которых предварительно устанавливались агрохимические показатели и основные биокомпоненты, были заложены стационары с целью выяснения процессов механизма разрушения хитина (Gray, Baxby, 1968).

Как ловушки использовали хитин, приготовленный из каракатиц (Sepia officinalis L.), применяя те же методы, что и предыдущие исследователи (Okafor, 1965; Gray et al., 1968). Обработанный и нативный хитин размещали в трех слоях: на границе опада в гумусном слое, на глубине 5—10 см (кислый горизонт) и на глубине 10—20 см (щелочной горизонт). При снятии опыта учитывали процент заселенных грибами ловушек, степень разрушения ловушек, определяли видовой состав грибов и всех компонентов сукцессий, а также хитиназную активность доминирующих видов. Полученные результаты дают возможность утверждать, что разложение хитина в различных горизонтах почвы осуществляется различными видами. В верхнем слое наиболее активными разрушителями оказались Verticillium sp. 1, Trichoderma viride и Mortierella marburgensis, а изоляты Penicillium sp. и белых дрожжей не проявляли хитиназной активности, хотя встречались не менее часто. В других горизонтах эти виды замещаются иными, иногда близкими видами. Так, на глубине 10—20 см преобладали M. alpina, Paecilomyces carneus, Gliomatix murorum и виды Verticillium, которые обладали хитиназной активностью, а также Cylindrocarpon radicicola, у которого не удалось установить хитинолитических свойств.

В каждом из горизонтов помещали также кусочки хитина без специальных ловушек. Извлекали их в конце опыта. Оказалось, что некоторые были уже полностью разрушены, а из мацерированных остатков и кусочков почвы, прилипших к ним, выделяли грибы и устанавливали их хитиназную активность. Видовой состав этих ассоциаций был несколько другим, чем в случае специальных ловушек. Однако обращает на себя внимание тот факт, что во

всех вариантах опыта наиболее активными разрушителями хитина являлись представители мукоральных грибов.

В данном случае интересен подход к учету возможных источников накопления хитина в почве. Обычно наличие хитина в почве связывается только с остатками насекомых. Между тем неоспоримо наличие хитина и в грибах различных таксонов, обитающих в этих же ценозах. Если для всех почвенных зигомицетов, сумчатых и гифомицетальных грибов непосредственно в почве установить отмирание или лизис мицелия и количество хитина в нем невозможно, то для агарикальных грибов, образующих плодовые тела на поверхности почвы, это вполне осуществимо. Гифы плодовых тел разных родов и видов агарикальных грибов содержат хитина до 22 % (Харкевич, Коваль, 1977). Это является неоспоримым доказательством важности включения в общий баланс хитина в почве и такой источник его, как грибы. В связи с этим при анализе видов грибов, выделяемых из почв, содержащих хитин, необходимо учитывать еще и физиологические особенности их, а также принадлежность к различным экологическим группам.

Методом ловушек (Reisinger, Kilbertus, 1974) исследовали разложение хитина в следующих агробиоценозах Киевской области (зона Полесья): свекловичное поле, картофельное поле, плодовый сад, заливной луг. Ловушки массой 1 г из хитина (коммерческого для лабораторных целей) размещали на участках размером 1 м$^2$, для которых устанавливали количество и видовой состав насекомых и почвенных грибов. Пробы отбирали на той же глубине, на которой размещали ловушки: 1, 5 и 10 см. Закапывали ловушки в конце марта, пробы отбирали раз в три месяца, снимали опыт в конце ноября. Колонии грибов пересевали на агаризованное сусло и среду Чапека с хитином. Разрушение хитина устанавливали весовым методом.

На участке свекловичного поля преобладающими насекомыми были долгоносик (59 особей), листовая и корневая тли (более 1500 особей). Погибших от микозов жуков долгоносика обнаружено 12. Из них 4 поражены грибом Paecilomyces varioti, 6 — Beauveria bassiana и 2 — Aspergillus flavus. Листовая и корневая тли полностью поражались энтомофторозами. Основными видами почвенной микофлоры были Penicillium brevi-compactum Dierckx, P. spinulosum Thom, P. corymbiferum Westl, Fusarium oxysporum Schlecht. ex Fries и Aspergillus niger v. Tiegh. Из энтомофильных грибов отмечены Beauveria bassiana (в пробах с поверхности почвы) и Paecilomyces varioti, Cladosporium aphidis и A. flavus (в пробах с глубины 5 см).

На хитиновых ловушках, обследованных в конце мая, на глубине 1 см преобладали бактерии, грибы были представлены одной небольшой колонией Aspergillus niger. На глубине 5 и 10 см преобладали актиномицеты; две колонии Penicillium spinulosum и A. niger обнаружены только на ловушках с глубины 5 см. Разрушение хитина, незначительное во всех случаях, но максимальное (до 0,264 г) — на глубине 10 см с доминированием актиномицетов.

При обследовании ловушек в конце августа четко отмечались сукцессионные изменения (доминирование грибного компонента) и максимальное разрушение хитина (0,711 г) на глубине 10 см. Колонии пяти видов грибов (Penicillium brevi-compactum, Aspergillus niger, Asp. flavus, Fusarium sp., Paecilomyces varioti) полностью покрывали образцы.

К концу ноября активность процесса хитинолиза значительно снижалась, преобладающим компонентом в верхних горизонтах почвы снова становились бактерии, а в нижних — актиномицеты. Колонии грибов уменьшались в размере, хотя видовой состав их изменялся незначительно и только на глубине 10 см, где исчезали Fusarium sp. и Paecilomyces varioti, а появлялся A. fumigatus. Максимальное разрушение хитина (до 0,489 г), как и в прежних вариантах, отмечено на глубине 10 см.

На участке картофельного поля насчитывалось до 1000 особей колорадского жука. Из них удалось обнаружить лишь один погибший экземпляр, который был покрыт налетом гриба Beauveria bassiana. В почвенных пробах преобладали на глубине 5 см — Fusarium solani, на глубине 10 см к ним присоединялись Verticillium lateritium и Trichoderma viride.

В конце мая на ловушках с глубины 1 см преобладали бактерии, а в более низких горизонтах — актиномицеты. Грибы были представлены A. niger, к которому на глубине 5 см присоединялся A. fumigatus, а на глубине 10 см их полностью заменяли F. solani, Alternaria sp., Penicillium sp. и Trichoderma viride. Максимальное разрушение хитина на глубине 10 см — до 0,345 г. В августе бактерии сохраняли доминирующее положение на глубине 1 см, количество колоний актиномицетов сохранялось на том же уровне, грибы были представлены двумя колониями — A. niger и P. expansum. Если раньше количество разрушенного хитина составляло 0,039 г, то теперь оно увеличилось до 0,161 г. На глубине 5 и 10 см преобладали грибы, но видовой состав их отличался от состава в пробах на этих же глубинах в мае. Так, на глубине 5 см кроме A. niger и A. flavus обнаружены T. viride и Cephalosporium roseum, который преобладал. Количество разрушенного хитина возросло до 0,167 г. На глубине 10 см нельзя было выделить преобладающий вид гриба, отмечены были следующие виды: F. solani, T. viride, P. cyclopium, Verticillium lateritium, A. flavus и A. niger. Разрушение хитина было максимальным — 0,711 г. В конце ноября во всех горизонтах снова преобладали бактерии, но на глубине 10 см колоний актиномицетов и грибов было больше, чем на остальных. На глубине 1 см, как и в мае, был обнаружен только A. niger, на глубине 5 см — еще и A. flavus, а на глубине 10 см кроме этих двух аспергиллов были колонии T. viride и Fusarium sp., т. е. отчетливо прослеживалась смена видов грибов. Разрушение хитина было максимальным на глубине 10 см, но оно снижалось по сравнению с предыдущими данными до 0,433 г.

На участках фруктового сада видовой состав вредителей был особенно многочисленным и разнообразным. Преобладающими

были хрущи, цветоеды, тли, плодожорка, медведка и проволочники, число которых превышало соответственно 30, 80, 20, 360, 20 и 40 особей. Половина личинок хрущей была поражена грибами B. bassiana и P. varioti. Для тлей характерными были связанные с циклами их развития периодические эпизоотии, которые вызывались Cephalosporium lefroi и Cladosporium aphidis. До 50 % проволочников поражались P. varioti и A. flavus. В почвенных пробах с глубины 1 см преобладали Verticillium sp. и A. flavus; с глубины 5 см — F. oxysporum и Botrytis sp., с глубины 10 см — еще Cladosporium sp. и A. niger.

На хитиновых ловушках в мае наблюдалась следующая картина: бактерии преобладали в верхнем горизонте, с глубиной их количество снижалось с четырех до одной. Актиномицетов во всех пробах стабильно обнаруживалось две колонии, количество колоний грибов увеличивалось от двух до шести, а видовой состав их значительно отличался: на глубине 1 см колонии образовывали A. flavus и Votrytis sp.; 5 см — F. oxysporum, A. niger, Cladosporium sp. и Botrytis sp., 10 см — A. niger, A. flavus, P. italicum, F. oxysporum, Alternaria sp. и Penicillium sp. Разрушение хитина было наиболее значительным на глубине 10 см — до 0,361 г.

В августе при обследовании ловушек отмечалось следующее: бактерии были представлены только одной колонией на всех глубинах; количество колоний актиномицетов снижалось от четырех до одной в зависимости от возрастания глубины отбора проб; число колоний грибов возрастало соответственно от четырех до восьми. Можно сказать, что по сравнению с другими участками в этот период здесь отмечалось наибольшее видовое разнообразие: на глубине 1 см — F. oxysporum, A. flavus, Alternaria sp. и Moniluia sp.; 5 см — (только одни аспергиллы) — A. niger, A. versicolor, A. fumigatus, A. clavatus, A. terreus и Aspergillus candidus; 10 см — P. cyclopium, P. chrysogenum, P. wortmanii, A. nidulans, A. flavus, Botrytis sp., Cladosporium sp. и F. oxysporum. Разрушение хитина было максимальным именно в последнем варианте — до 0,909, т. е. самый высокий уровень по сравнению с другими участками.

В ноябре отмечались следующие сукцессионные изменения: количество колоний бактерий на всех глубинах оставалось прежним, количество колоний актиномицетов увеличивалось до 11 на глубине 5 см, хотя в других двух вариантах колебалось в пределах трех-четырех. На глубине 1 см отмечены две колонии A. niger и Alternaria alternata, 5 см — четыре колонии: P. janthinellum, A. niger, F. moniliforme и Botrytis cinerea, 10 см — Paecilomyces varioti, Cladosporium sp. и Cephalosporium sp. Разрушение хитина было максимальным на глубине 10 см, но достигало всего 0,342 г.

На участке заливного луга преобладающими насекомыми были представители двукрылых — комаров, слепней, типулид, цветочных мух; часто встречались осы, кузнечики, клопы, кокцинелиды, щелкуны. Почти у всех видов этих насекомых отмечены поражения различными энтомофильными грибами. Особенно подверга-

лись эпизоотиям личинки слепней (возбудитель — Tabanomyces milkoi Laird e. a.), кузнечики и щелкуны (возбудители — виды энтомофтор). Из проб почвы с глубины 1 см выделились A. flavus, P. chrysogenum и B. bassiana, 5 см — Mucor hiemalis Wehmer, Rhizopus nigricans Ehrenb., Mortierella candelabrum v. Tiegh et le Monnier и P. spinulosum Thom, 10 см — B. bassiana, Metarrhizium anisopliae, P. varioti, A. flavus, A. niger и T. viride. Эти же виды грибов отмечались и на погибших насекомых из разных отрядов.

В отличие от других биоценозов на хитиновых ловушках во все сроки учета опыта на всех глубинах преобладали грибы. Состав этих синузий был довольно постоянным: в мае — M. hiemalis, B. bassiana, A. flavus; в августе — P. spinulosum, M. candelabrum, B. bassiana, A. flavus, T. viride; в ноябре — M. anisopliae, Penicillium sp., A. niger. Следует также отметить, что разрушение хитина во все эти сроки было также почти на одном уровне — 0,368—0,681 г.

Сравнительный анализ полученных данных позволяет утверждать, что разрушение хитина во всех исследованных агробиоценозах совершается с участием почвенных грибов, среди которых значительное количество относится к энтомофилам. Процесс разрушения происходит с различной скоростью, что обусловливается климатическими факторами, глубиной почвы, видовым составом микроорганизмов. На поверхности почвы всегда доминируют бактерии, а с увеличением глубины горизонта — актиномицеты и грибы. Во всех агробиоценозах максимальное разрушение хитина отмечалось в летние месяцы на глубине 10 см при наибольшем заселении ловушек грибами. Возможно, этому способствовало предварительное разрушение хитина бактериями и актиномицетами (Коваль, Харкевич, 1982).

Обращает на себя внимание и тот факт, что наиболее частым компонентом хитинолитических ассоциаций является Aspergillus niger, а процесс разрушения хитина заметно ускоряется, если ловушки заселяются пенициллиями. Это может свидетельствовать о том, что процесс разрушения хитина в почве сложный, а микроорганизмы, осуществляющие его, находятся в синтрофных взаимосвязях, при которых возможен обмен факторами роста, взаимодействие по линии катаболического обмена и т. д. (Заварзин, Бонч-Осмоловская, 1981).

Исследование этих вопросов имеет огромное значение для прогнозирования эпизоотий, а также является основой для применения грибных препаратов. В любом случае, когда возникает необходимость ограничения численности популяций, вредителей с помощью грибных патогенов, следует учитывать почвенную микофлору данной территории и наличие в ней энтомофильных грибов. Возможно, что более обоснованно стимулировать развитие их в почве, чем вносить новые компоненты в виде препаратов, поскольку тем самым можно нанести непоправимый вред биогеоценозам, нарушив сложившееся равновесие.

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ГЕНЕЗИС ТЕРМОФИЛЬНЫХ ГРИБОВ

В последние два десятилетия увеличилось количество исследований термофильных грибов почв. Температура является важным фактором в формировании микофлоры почв, периодичности состава ее компонентов. Рост термофильных грибов может происходить на поверхностных слоях почвы, нагревающихся за счет тепловой энергии солнца до температуры, при которой невозможен рост мезофилов. Облигатный термофильный гриб Thermomyces lanuginosus из садовой почвы был выделен П. В. Циклинской (1889). Ноэк (1912), изучая термостойкость грибов, выделенных из почвы, лесной подстилки, разрушенной древесины, гнезд и экскрементов птиц и других животных, высказал предположение о возможности выживания истинных термофильных грибов в верхнем слое почвы, подвергающемся воздействию тепловой солнечной инсоляции. З. А. Ваксман и соавт. (1939) обнаружили термофильный гриб Thermomyces sp. и некоторые другие виды термофилов в почве и компостах и высказали предположение о взаимосвязи микофлоры этих двух местообитаний термофильных грибов.

Начиная с 60-х годов, появились публикации об изучении термофильных грибов в различных типах почвы и географических зонах, которые позволяют считать эту немногочисленную по количеству видов экологическую группу грибов постоянным компонентом почвенных микоценозов. Разные авторы при выделении термофильных грибов обязательно культивировали посевы почвы при 40—45 °С и обычно экспериментально устанавливали их кардинальные и оптимальные температуры. Количество грибов и их видовой состав при разной температуре культивирования были различными, обычно при 37 °С их было больше, чем при 50—60 °С.

Эпинис (1963) установил наличие облигатных и факультативных термофильных грибов в аллювиальных почвах (Англия) в зависимости от степени затопления и глубины. Были обнаружены Mucor pusillus, Allescheria terrestris, Talaromyces dupontii, Thermoascus aurantiacus, Thermomyces lanuginosus и Aspergillus fumigatus (преобладал); большее число изолятов выделялось на глубине 1—5 см, меньше — 20—25 см, отдельные изоляты — на глубине 50—60 см, их содержание было выше в образцах почв из сухих прибрежных пастбищ, чем затопляемых, но не превышало 200 колоний на 1 г почвы. Автор показал идентичность видового состава грибов растительных остатков и почв, на которых произрастали пастбищные растения.

При инкубировании образцов аллювиальных почв из разных горизонтов при 37 и 48 °С на агаре из экстракта почвы как облигатные, так и факультативные термофильные грибы выделены в сравнительно небольшом количестве образцов (соответственно 33 и 37 %) и числе колоний в образце. Преобладали Allescheria (Thielavia) terrestris (выделена из 51 образца, главным образом в горизонте 1—5, 20—25 см, но у отдельных образцов на глубине

50—100 см), Thermoascus aurantiacus (выделен из 39 образцов, также большей частью на глубине до 1—5 см), только в четырех образцах выделен Mucor pusillus, в 20 — Talaromyces dupontii, в 13 — Thermomyces lanuginosus, в 128 — Aspergillus fumigatus. Преобладание термофилов наблюдалось в августе, октябре, минимальное число изолятов — в мае. Выявлены оптимальные и крайняя температура; для всех видов, кроме Thermoascus aurantiacus, который рос при 57 °C, она была в пределах 47—48 °C. Интересны данные по устойчивости к низкой (1—2 °C) и повышенной (57—58 °C) температуре. Так, культуры Allescheria terrestris, Aspergillus fumigatus и Mucor pusillus не теряли способность к росту при 37 °C после пребывания в течение 5 дней при 1—2 °C, но не росли после такой же инкубации при 57—58 °C; Thermoascus aurantiacus не рос после воздействия 1—2 °C, но продолжал расти на всех средах после пребывания при 57—58 °C; Thermomyces lanuginosus рос после воздействия 57—58 °C только на почвенно-экстрактном агаре. Идентичные виды термофильных грибов выделены из растительных остатков в этих же почвах и отмечен хороший рост при инокулировании стерильных растительных остатков (Apinis, 1963). В почвах песчаных дюн и соленого болота (Pugh et al., 1963; Apinis, Chesters, 1964) выделены эти же виды сумчатых термофильных грибов, а также Chaetomium thermophile, Dactylomyces crustaceus и Talaromyces dupontii.

Изучен состав облигатных и факультативных термофильных грибов в окультуренных почвах разных климатических зон УССР. Образцы почвы отбирали преимущественно в летний период в ризосфере различных сельскохозяйственных культур на глубине 0—2, 3—5 и 13—15 см; методом разведения грибы сеяли на сусло-агаре и выращивали при температуре 37—38 °C. Наличие грибов определяли в 880 образцах 14 почвенных разновидностей окультуренных почв 12 областей УССР. Наиболее распространенные выделенные культуры впоследствии выращивали при 6—7, 17—19, 26—28, 38—40, 41—42, 44—45, 47—49, 51—52 и 54—55 °C.

В этих условиях термофильные грибы в разных типах окультуренных почв составляли до 8,59 % общего числа выделенных изолятов (до 1800 культур грибов), их содержание в среднем составляло около 1000 зародышей/г сухой почвы. Они были представлены такими видами: Myriococcum (Melanocarpus) albomyces, Humicola (Thermomyces) lanuginosa, H. insolens, Torula thermophila, Sporotrichum (Chrysosporium) thermophilum, Malbranchea pulchella var. sulfurea и Rhizomucor tauricus. При этом Thermomyces lanuginosus выделялся главным образом из почв Лесостепи и Полесья УССР, часто на полях с пожнивными остатками; Humicola insolens и Melanocarpus albomyces — преимущественно в почвах юга УССР, повсеместно выделялся Malbranchea pulchella var. sulfurea.

Не отмечено роста при 26—28 °C у M. puchella var. sulfurea, Torula thermophila, Thermomyces lanuginosus и Melanocarpus albomyces, однако все они росли при температуре до 55—58 °C;

**Таблица 28. Количественная характеристика термофильных и термотолерантных грибов в неокультуренных почвах УССР**

| Почвы | Количество образцов | Количество видов | | |
|---|---|---|---|---|
| | | общее | термофильных | термотолерантных |
| Засоленные | 184 | 20/8 | 15/5 | 5/3 |
| Лесные | | | | |
| Горного Крыма | 98 | 20/8 | 12/6 | 8/2 |
| Лесостепи | 170 | 9/2 | 4/0 | 5/2 |
| Прикарпатья и Карпат | 148 | 13/3 | 6/1 | 7/2 |
| Пески | 475 | 16/8 | 10/5 | 6/3 |

Примечание. Над чертой — количество всех изолированных, под чертой — доминирующих видов.

Chrysosporium thermophilum рос в пределах 20—55 °С (Пидопличко, Захарченко, 1971; Билай, Захарченко, 1971; Захарченко, Жернова, 1971; Пидопличко, Билай, 1975).

Проведен микологический анализ более 1000 образцов неокультуренных почв УССР. Грибы выделяли при температуре 45—46 °С. Исследованы темно-каштановые, лугово-каштановые, черноземные и лугово-черноземные почвы разной степени засоленности в 18 пунктах Крымской и Одесской областей, почвы буковых, сосново-буковых, сосновых массивов семи пунктов Горного Крыма, почвы хвойных и смешанных лиственных лесов семи пунктов Прикарпатья и Карпат, почвы дубовых, грабовых, смешанных лиственных и хвойных насаждений лесостепной зоны УССР, а также незакрепленных и слабозакрепленных растительностью песков Приднепровья и Северского Донца шести областей в весенне-летний период. Образцы засоленных почв и лесных массивов Лесостепи отбирали на глубине 5—10, 20—25 и 30—35 см, лесных массивов Горного Крыма и Карпат 0—5 и 5—10, песков — 0—5, 20—25 и 30—35 см.

Изолировано 29 видов грибов, из них 17 видов — термофильных и 12 — термотолерантных (табл. 28, 29). Количественное содержание термофильных и термотолерантных грибов в неокультуренных почвах было незначительным, в засоленных почвах юга УССР — до нескольких сотен грибных зародышей, в почвах лесных массивов и песков — до нескольких десятков грибных зародышей на 1 г сухой почвы.

Обильнее заселены термофильными и термотолерантными грибами верхние слои исследованных почв. В засоленных почвах на

Таблица 29. **Видовой состав термофильных и термотолерантных грибов в неокультуренных почвах УССР**

| Вид гриба | Почвы | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | засоленные | лесные | | | пески |
| | | горной части Крыма | Лесостепи | Прикарпатья и Карпат | |
| **Термофильные** | | | | | |
| Zygomycetes | | | | | |
| Rhizomucor pusillus (Lindt) Schipper | + | + | + | | + |
| R. tauricus (Milko et Schkurenco) Schipper | + | | | | |
| Ascomycetes | | | | | |
| Talaromyces emersonii Stolk (Penicillium emersonii Stolk, конидиальная стадия) | | | | + | |
| Talaromyces thermophilus Stolk (Penicillium dupontii Griff et Maubl., конидиальная стадия) | + | + | + | | + |
| Thermoascus aurantiacus Miehe | + | + | | + | + |
| Thielavia terrestris (Apinis) Malloch et Cain (Acremonium, конидиальная стадия) | | + | | + | |
| Melanocarpus albomyces (Cooney et Emerson) von Arx | + | + | + | + | + |
| Corynascus thermophilus (Fergus et Sinden) von Klopotek (Chrysosporium fergusii von Klopotek, конидиальная стадия) | + | | | | |
| Chaetomium thermophile La Touche | + | + | | | + |
| Deuteromycetes | | | | | |
| Malbranchea pulchella var. sulfurea (Miehe) Cooney et Emerson | + | + | | | + |
| Chrysosporium thermophilum (Apinis) Klopotek | + | + | | | + |
| Humicola insolens Cooney et Emerson | + | + | | | + |
| H. hyalothermophila Moubasher, Mazen, Abdel-Hafez | + | | | | |
| Scitalidium thermophilum (Cooney et Emerson) Austwick | + | + | | + | |
| Thermomyces lanuginosus Tsiklinsky | + | + | + | + | + |
| T. stellatus (Bunce) Apinis | + | + | | | + |
| Papulaspora thermophila Fergus | + | | | | |
| **Термотолерантные** | | | | | |
| Zygomycetes | | | | | |
| Absidia corymbifera (Cohn) Sacc. et Trott. | + | + | + | | |
| Ascomycetes | | | | | |
| Corynascus sepedonium (Emons) von. Arx (Chrysosporium, конидиальная стадия) | + | + | | | + |

| Вид гриба | Почвы | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | засоленные | лесные | | | пески |
| | | горной части Крыма | Лесостепи | Прикарпатья и Карпат | |
| Emericella nidulans (Eidam) Vuill. (Aspergillus nidulans (Eidam) Wint, конидиальная стадия) | | + | + | + | + |
| Neosartorya fischeri Malloch et Cain var. fischeri Malloch et Cain (Aspergillus fischeri Wehmer, конидиальная стадия) | | + | | + | |
| Chaetomium sp. | | | + | | |
| Deuteromycetes | | | | | |
| Aspergillus fumigatus Fres. | + | + | + | + | + |
| Aspergillus awamori Nakazawa | + | | | + | + |
| Paecilomyces variotii Bainier | | | + | | |
| Penicillium argillaceum Stolk, Evans et Nilsson | | | + | + | |
| Penicillium diversum var. aureum Raper et Fennell | | + | | + | + |
| Acremonium sp. | + | | | | + |
| Basidiomycetes | | | | | |
| Coprinus delicatulus Apinis | | + | | + | |

глубине 5—10 см количество термофильных и термотолерантных грибов в отдельных пунктах достигало 200—450 зародышей, 20—25 см — до 170 зародышей, значительно меньше — до 73 зародышей на 1 г сухой почвы — на глубине 30—35 см (часто здесь грибы не обнаруживались).

В почвах лесных массивов количественное содержание термофильных и термотолерантных грибов низкое, особенно в почвах Прикарпатья и Карпат, а также в образцах почв горной части Крыма, отобранных у подножья скал. Численность их увеличивается в отдельных случаях за счет заселения почв Aspergillus fumigatus — до нескольких десятков зародышей на 1 г сухой почвы.

Также низок количественный состав термофильных и термотолерантных грибов в исследованных песках, особенно на участках, не заросших растительностью. В засоленных почвах широко распространены Aspergillus fumigatus (обнаруживался в 13 из 18 исследованных пунктов) и Absidia corymbifera (в 9 пунктах). Плотность заселения этими грибами слоев 20—25 и 30—35 см достигала часто 60—100 % (табл. 30). Malbranchea pulchella var. sulfurea найден в семи пунктах, Talaromyces dupontii и Melanocarpus albomyces — в шести, Scitalidium thermophilum, Acremonium sp. и Thermomyces stellatus — в пяти, Thermomyces lanuginosus, Chaetomium thermophile и Rhizomucor pusillus — в трех пунктах. В единичных случаях встречались Corynascus sepedonium и Papulaspora thermophila. Найденный в засоленных почвах Rhizomucor tauricus

Таблица 30. **Плотность заселения доминирующими термофильными и термотолерантными грибами различных неокультуренных почв УССР, %**

| Вид гриба | Почвы | | | |
|---|---|---|---|---|
| | засоленные | лесные | | |
| | | горной части Крыма | Карпат | Лесостепи |
| **Термотолерантные** | | | | |
| Absidia corymbifera | 0,9—68,6 | 1—22 | | 2—30 |
| Aspergillus fumigatus | 0,8—100 | 14—82 | 9—100 | 50—100 |
| Penicillium argillaceum | | | 25—50 | |
| Acremonium sp. | 3,0—98,2 | | | |
| **Термофильные** | | | | |
| Thermomyces lanuginosus | | 1—12 | | |
| Thermomyces stellatus | 6,1—100 | | | |
| Scitalidium thermophilum | 6,2—33 | 1,4—7 | | |
| Talaromyces thermophilus | 0,4—33 | 1—33 | | |
| Malbranchea pulchella var. sulfurea | 1,8—100 | 9—21 | | |
| Malanocarpus albomyces | 3,0—98,2 | 3,3—14 | 8,3—12,5 | |
| Chaetomium thermophile | | 11—22 | | |

описан как новый для науки вид (Милько, Шкуренко, 1970). Большое видовое разнообразие отмечено для темно-каштановой, солонцеватой, глубокозасоленной в комплексе с глубокими солончаковыми солонцами (35—50 %) почвы Крымской области на поле люцерны 2-го года, где было выявлено 11 видов термофильных грибов. Среди 20 обнаруженных в засоленных почвах Крымской и Одесской областей 11 видов встречались на всех исследованных глубинах. Большее число видов (18) выявлено на глубине 5—10, 15 видов — 20—25 см, 13—30—35 см (табл. 31).

Распространенность термофильных и термотолерантных грибов, количественное содержание и видовой состав их связаны с типом почвы, глубиной почвенного горизонта, растительным покровом, климатическими зонами пунктов отбора образцов. Так, в почвах лесных массивов горной части Крыма видовой состав термофильной микофлоры был разнообразнее, чем в почвах лесных массивов Прикарпатья и Карпат, областей Лесостепи. Широко распространенным в почвах лесных массивов Горного Крыма был Aspergillus fumigatus, затем — Chaetomium thermophile, Melanocarpus albomyces и

Таблица 31. **Количество изолированных видов термофильных и термотолерантных грибов на разных глубинах**

| Глубина отбора образцов, см | Засоленные почвы | | Почвы лесных массивов Лесостепи | |
|---|---|---|---|---|
| | I | II | I | II |
| 5—10 | 13 | 5 | 4 | 4 |
| 20—25 | 10 | 5 | 1 | 2 |
| 30—35 | 9 | 4 | 1 | 3 |

Обозначения. I — термофильные, II — термотолерантные грибы.

Talaromyces thermophilus, реже обнаруживались Malbranchea pulchella var. sulfurea, Thermomyces lanuginosus и Absidia corymbifera. В единичных случаях изолировались Coprinus delicatulus, Thermomyces stellatus, Chrysosporium thermophilum, Corynascus sepedonium и др.

В почвах лесных массивов Карпат и лесостепной зоны преобладали термотолерантные грибы (как по количественному, так и по видовому составу). Грибы обнаруживались в основном в верхнем слое почвы (0—5 см), за исключением Aspergillus fumigatus, Absidia corymbifera и Rhizomucor pusillus, встречающихся на всех исследованных глубинах. Среди термофильных грибов чаще изолировались Melanocarpus albomyces и Talaromyces emersonii, в единичных случаях — Coprinus delicatulus, Thermoascus aurantiacus, Scitalidium thermophilum, Thermomyces lanuginosus и Paecilomyces variotii.

В песках термофильные и термотолерантные грибы сосредоточены главным образом в верхнем слое (0—5 см), кроме Aspergillus fumigatus, встречающегося повсеместно. Среди термофильных грибов в песках доминировали Thermomyces lanuginosus, Malbranchea pulchella var. sulfurea, затем Melanocarpus albomyces, Thermoascus aurantiacus, Talaromyces thermophilus и Chrysosporium thermophilum. Редко обнаруживались Thermomyces stellatus, Humicola insolens, Rhizomucor pusillus и Corynascus sepedonium. Отмечено преобладание термофильных и термотолерантных грибов в песках южных областей УССР.

Чаще встречались в неокультуренных почвах УССР (засоленных, лесных, песках) термофильные грибы: Melanocarpus albomyces, Talaromyces thermophilus и Malbranchea pulchella var. sulfurea и термотолерантные: Aspergillus fumigatus и Absidia corymbifera. Многие из найденных видов грибов оказались новыми для флоры УССР и СССР.

Термофильные и термотолерантные грибы выделялись в разное время года. В проанализированных 60 образцах светло-серой оподзоленной почвы в ризосфере озимой пшеницы и картофеля (Киев, Феофания), отобранных в июле, и на этих же участках (под черным паром и озимой рожью) в ноябре 1969 г. на глубинах 0—5, 15—20, 30—35 и 45—50 см выявлено 14 видов термофильных и термотолерантных грибов летом и 9 видов — осенью (табл. 32, 33).

В 36 образцах почвы, отобранной в хвойном лесу (Киев, Святошино) на глубинах 0—5, 25—30 и 45—50 см, весной (апрель), летом (июль) и осенью (ноябрь) 1969 г. выявлено по 4 вида термофильных и термотолерантных грибов весной и летом и 3 вида — осенью (табл. 34). Заметного изменения в количественном составе термофильных и термотолерантных грибов в разные сезоны не отмечено.

В сравнительном аспекте изучено наличие термофильных и термотолерантных грибов в лесной почве (Киев, Святошино, дубово-сосновый лес) на глубинах 0—5, 5—10, 15—20 и 30—35 см, а также в подстилке (перегнившие листья, валежник), на сухих

Таблица 32. **Видовой состав термофильных и термотолерантных грибов и плотность заселения ими светло-серой оподзоленной почвы (июль 1969 г., Киев, Феофания)**

| Вид гриба | Почва ризосферы | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | озимой пшеницы | | | картофеля | | |
| | Глубина, см | | | | | |
| | 0—5 | 25—30 | 45—50 | 0—5 | 25—30 | 45—50 |
| **Термотолерантные** | | | | | | |
| Absidia corymbifera | | + | + | | | |
| Aspergillus fumigatus | + | + | + | ++ | ++ | + |
| A. fischeri | + | | | | | |
| **Термофильные** | | | | | | |
| Melanocarpus albomyces | + | | | + | + | |
| Thielavia terrestris | | | | | + | |
| Chaetomium thermophile | | | | + | | |
| Talaromyces thermophilus | + | ++ | | + | | |
| Thermoascus aurantiacus | + | + | | | | |
| Thermomyces lanuginosus | + | | | + | + | |
| Scitalidium thermophilum | | + | | + | + | |
| Humicola insolens | + | | | | + | |
| H. hyalothermophila | | | | | + | |
| Malbranchea pulchella var. sulfurea | + | | | + | | |
| Chrysosporium thermophilum | | | | + | | |

Примечание. Здесь и в табл. 33 плотность заселения (+) — 1—30 %, (++) — 31—60 %.

Таблица 33. **Видовой состав термофильных и термотолерантных грибов и плотность заселения ими светло-серой оподзоленной почвы (ноябрь 1969 г., Киев, Феофания)**

| Вид гриба | Озимая рожь | | | Черный пар | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Глубина, см | | | | | |
| | 0—5 | 15—20 | 30—35 | 0—5 | 15—20 | 30—35 |
| **Термотолерантные** | | | | | | |
| Aspergillus fumigatus | ++ | | + | + | + | + |
| **Термофильные** | | | | | | |
| Chaetomium thermophile | | | | + | + | + |
| Melanocarpus albomyces | ++ | ++ | | + | + | |
| Thermoascus aurantiacus | + | | | | | |
| Talaromyces thermophilus | | ++ | ++ | | | |
| Thielavia terrestris | | | | + | + | ++ |
| Thermomyces lanuginosus | | + | | + | + | + |
| Scitalidium thermophilum | + | + | | + | + | + |
| Malbranchea pulchella var. sulfurea | | | | | + | |

листьях, живых ветках и корнях дуба. Образцы отбирали весной (апрель), грибы выделяли методом разведений почвенной суспензии, смывов с листьев, корней и методом накопления во влажных камерах при температуре 44—45° С. Изолировались грибы на сусловый и крахмально-дрожжевой (среда YPSS) агары.

В почве на глубине 0—5 см были выявлены Chaetomium thermophile и Penicillium diversum var. aureum, 0—5 и 5—10 см — Aspergillus fumigatus и A. awamori. На глубине 15—20 и 30—35 см грибы не встречались, так же, как и в образцах живых веток, корней и сухих листьев дуба.

Таблица 34. **Термофильные и термотолерантные грибы в почвах хвойного леса в разное время года (Киев, Святошино)**

| Вид гриба | Весна | Лето | Осень |
|---|---|---|---|
| **Термотолерантные** | | | |
| Absidia corymbifera | | + | |
| Aspergillus fumigatus | + | + | + |
| Paecilomyces variotii | + | | + |
| **Термофильные** | | | |
| Rhizomucor pusillus | | + | |
| Melanocarpus albomyces | | + | |
| Talaromyces thermophilus | + | | + |
| Thermomyces lanuginosus | + | | |

В образцах опавших (но не перегнивших) листьев в первом смыве довольно часто и в значительном количестве обнаруживались Thermomyces lanuginosus, в пятом — Penicillium diversum var. aureum и Chrysosporium thermophilum. Наибольшее количество видов изолировалось из подстилки: Rhizomucor pusillus, Melanocarpus albomyces, Thielavia terrestris, Chaetomium thermophile, Corynascus sepedonium и Coprinus delicatulus.

При накоплении отмечено появление на образцах вначале Rhizomucor pusillus и Aspergillus fumigatus, а через 2 недели — сплошное зарастание образцов грибом Thielavia terrestris, имеющим обильное сумчатое спороношение.

Мы изучали содержание облигатных и факультативных термофильных грибов в почвах естественных растительных ассоциаций юга УССР, в поверхностном горизонте (0—2 см), подвергающемся в большей степени воздействию температуры и света, чем горизонты на большой глубине.

Объектом исследования были образцы почв юга Днепропетровской, Николаевской и Одесской областей различных естественных растительных ценозов, которые отбирали на более или менее открытой поверхности на глубине до 2, 2—5, 5—8 см. Грибы высевали методом серийных разведений на кислый сусловый агар и выращивали при температуре 26 и 45 °С [1] (табл. 35).

Как видно из приведенных данных, содержание термофильных грибов в верхнем горизонте почвы до 2 см значительно выше, чем в более глубоких. Так, в горизонте 2—5 см их количество составляет, в зависимости от характера почвенного образца, от 5 до

[1] Образцы почв и характеристика их любезно представлены доктором биол. наук Института ботаники АН УССР А. Ф. Бачуриной.

Таблица 35. **Содержание термофильных и мезофильных грибов в почве черноземных степей юга УССР в различных природных растительных ассоциациях в зависимости от глубины горизонта**

| Номер образца почв | Растительный фитоцентоз, местонахождение | Глубина взятия проб, см | Термофильные | | Мезофильные | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | I | II | III | IV |
| 1 | Склон выпаса, степная полынь, Днепропетровская обл., Криворожский р-н | 2 | 400 | 100 | 132 | 100 |
| | | 2—5 | 200 | 50 | 237 | 180 |
| | | 5—8 | 50 | 12 | 153 | 116 |
| 2 | Типчаковая степень с камянистой россыпью, Николаевская обл., Новобугский р-н | 2 | 350 | 100 | 149 | 100 |
| | | 2—5 | 150 | 43 | 225 | 151 |
| | | 5—8 | 100 | 28 | 78 | 52 |
| 3 | Типчаково-полынный выпас, правый берег Южного Буга, Николаевская обл., Вознесенский р-н | 2 | 850 | 100 | 28 | 100 |
| | | 2—5 | 50 | 6 | 69 | 246 |
| | | 5—8 | 0 | 0 | 83 | 296 |
| 4 | Злаково-разноцветная целина, известковая п чва, Николаевская обл., Арбузинский р-н | 2 | 950 | 100 | 27 | 100 |
| | | 2—5 | 50 | 5 | 69 | 255 |
| | | 5—8 | 0 | 0 | 50 | 185 |
| 5 | Ковыльно-полынная степь, вершина степного склона, Одесская обл., западное побережье Хатибского лимана | 2 | 100 | 100 | 19 | 100 |
| | | 2—5 | 150 | 150 | 22 | 115 |
| | | 5—8 | 50 | 50 | 52 | 274 |
| 6 | Разнотравно-злаковый луг, суходол, между ольшанником и посевами, Одесская обл., Савранский р-н | 2 | 500 | 100 | 7 | 100 |
| | | 2—5 | 250 | 50 | 17 | 243 |
| | | 5—8 | 100 | 20 | 42 | 60 |
| 7 | Степной солончак (у берега моря), типчаковая группировка, Одесская обл., Коминтерновский р-н, с. Вапнярка | 2 | 250 | 100 | 19 | 100 |
| | | 2—5 | 100 | 40 | 28 | 147 |
| | | 5—8 | 100 | 40 | 82 | 431 |
| 8 | Камыш лесной, осока, мятлик болотный (болото), Одесская обл., Савранский р-н | 1—3 | 500 | 100 | 2 | 100 |
| | | 3—7 | 350 | 70 | 29 | 1450 |
| 9 | Склон у берега моря, красно-глинистая почва, россыпь, г. Одесса | 2 | 250 | 100 | 85 | 100 |
| | | 2—5 | 50 | 20 | 250 | 300 |
| 10 | Почва между валунами гранитов, осоленный участок, мхи, Николаевская обл., Первомайский р-н | 2 | 300 | | | 60 |

Обозначения: I — число колоний/г почвы, II — процент к количеству термофилов в горизонте 2 см, III — колонии, тыс/г почвы, IV — процент к количеству мезофилов в горизонте 2 см.

50 %, а в горизонте 5—8 см — 0—40 % по сравнению с содержанием в горизонте до 2 см.

Противоположная закономерность отмечена в отношении мезофильных грибов: их содержание значительно возрастает в горизонте 2—5 см, достигая 115—255 %, а также в горизонте 5—8 см, составляя в отдельных образцах от 52 до 600 % и более по сравнению с содержанием их в горизонте почвы до 2 см глубины. Несомненно, что содержание грибов в почвах различных растительных ассоциаций определяется комплексом многих эколого-физиологических факторов: характером и типом почвы, растительным покровом, влажностью и т. д. Однако при относительно равных условиях преобладание грибов в верхнем горизонте почвы глу-

биной до 2 см по сравнению с глубокими горизонтами позволяет считать, что их генезис в этих условиях определяется в основном воздействием температуры. Анализ наличия облигатных, факультативных термофилов и некоторых мезофилов показал, что в горизонте до 2 см обнаружены только виды истинных облигатных термофильных грибов, которые не отмечены в образцах двух других горизонтов (2—5, 5—8 см). В то же время Aspergillus fumigatus, культивируемый при 42 °С, обнаруживался в трех первых горизонтах, хотя число колоний снижалось в большинстве образцов с глубиной. Однако при 26 °С отмечен рост этого вида только в одном образце, что может свидетельствовать о преобладании в почвах разных природных растительных ассоциаций юга УССР термофильных форм гриба A. fumigatus.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что верхние горизонты почв, подвергающиеся нагреванию под действием солнечной инсоляции, являются местом обитания облигатных и факультативных видов термофильных грибов. Эти сведения согласуются с имеющимися обширными данными о связи между содержанием термофильных микроорганизмов почв и температурными зонами обитания, а также влиянию повышенной температуры на возникновение более устойчивых к ней форм микроорганизмов (Имшенецкий, 1944; Имшенецкий, Логинова, 1944; Мишустин, 1950; Логинова, 1966; Квасников, Исакова, 1978; Билай Т. И., 1978; и др.).

Аналогичные данные получены Н. В. Смирновой (1978), показавшей наличие определенных видов грибов с оптимумом при температуре 14 °С в почвах тундр и отсутствие их в песчаных почвах Кара-Кумов.

Из почв ризосферы ячменя, пшеницы и различных трав выделены виды облигатных и факультативных термофильных грибов (Apinis, 1972). При этом отдельные виды, такие, как Allescheria (Thielavia) terrestris, Myriococcum albomyces и др., выделены только из наземных растительных остатков, другие из почвы, корней и растительных остатков. Термофильные грибы изолированы из почв под овощными и злаковыми культурами Северной Италии (Craveri et al., 1964); сероземных и лугово-болотных почв Чирчик-Келесского района Ташкентской области УзССР (Хасанов, 1968), из почв и растительных остатков пастбищ Англии (Eggins, Malik, 1969), различных типов окультуренных почв (Захарченко, 1970) и песков УССР (Захарченко, 1972; Захарченко, Билай, 1982), окультуренных почв территории ФРГ и Нидерландов (Gams, Lacey, 1972), инсолированных почв Австралии (Eggins et al., 1972), почв термальных, лесных, арахисовых полей США, Колумбии (Tansey, Brock, 1971, 1972, 1973, 1978; Ward et al., 1972; Taber, Pettit, 1975; Tansey, Jack, 1977; Jack, Tansey, 1977), почв различных районов Японии и Новой Гвинеи (Awao, Mitsugi, 1973; Awao, Otsuka, 1973, 1974; Minoura et al., 1973; Minoura et al., 1973; Udagawa et al., 1973) и других районов.

К числу наиболее распространенных в почвах видов можно отнести Thermomyces lanuginosus, Chaetomium thermophile, Talaromyces dupontii, Thermoascus aurantiacus, Rhizomucor pusillus и Malbranchea pulchella var. sulfurea; реже встречаются Thermomyces stellatus, Humicola grisea var. thermoidea, Stilbella thermophila и Rhizomucor miehei; Aspergillus fumigatus отмечен почти повсеместно.

Ward и Cowley (1972) из образцов 12 различных пунктов лесных почв характерных растительных ассоциаций центральной зоны юга Каролины в Колумбии изолировали разные виды термофильных грибов и изучили температурные границы их роста, которые для большинства видов составляли 40—43 °С. Отношение грибов к температуре устанавливали путем измерения линейного роста при культивировании на агаровых средах и определением сухой массы мицелия при погруженном культивировании в жидкой среде. Результаты при использовании этих двух методов были аналогичны. Изолят Aspergillus fumigatus имел минимальную температуру роста 20 °С, оптимальную — 40—43, максимальную — 49, Asp. nidulans — соответственно — 20, 40 и 46, Thermoascus aurantiacus — 34, 49—52 и 58, Thielavia sp.— 15, 40, 43 и 49 °С.

Из 35 культур разных видов, выделенных авторами из лесных почв при 40—43 °С, только четыре вида лучше росли при повышенной температуре. Грибы изолировались преимущественно из почв затопляемых участков лиственных пород, не изолировались из почв лиственно-сосновой и дубово-сосновой смеси и из почв сосны (скипидарная сосна Флориды). В мелиорированной почве (осушенное морское дно в Нидерландах) многие виды термофильных грибов выделялись в первый и последующие годы использования. Обильно и раньше других выделялся Aspergillus fumigatus, реже и позже обнаруживались Chaetomium sp., Chrysosporium thermophilum, Humicola insolens, Malbranchea pulchella var. sulfurea, Mucor pusillus, Talaromyces dupontii, Thermomyces lanuginosus, Thermoascus aurantiacus и некоторые другие (Vries, de et al., 1980). В связи с незначительным содержанием в почвах термофильных грибов (до нескольких сот колоний в 1 г почвы) возникает вопрос: связано их наличие с занесением в почву с наземными растительными остатками или они находятся в активном жизнедеятельном состоянии. Как отмечалось выше, верхние слои (до 2—5 см) почв южных областей, тропических и субтропических зон, песков подвергаются в течение длительного времени действию тепловой энергии солнца со значительными колебаниями температуры (максимум — днем, минимум — ночью) как на протяжении суток, так и в отдельные месяцы. Во время этого периода активная фаза вегетативного роста может быстро сменяться репродуктивной, возникают более термофильные формы, особенно у обильно спороносящих видов.

Однако реакция отдельных видов неодинакова, как и их оптимальная амплитуда роста даже в этот короткий период. В отношении Aspergillus fumigatus, например, было показано, что в верх-

них горизонтах почвы формируются термостойкие формы вида, обладающие высокой ферментативной активностью. Но вместе с тем несомненно, что ответ на поставленный выше вопрос требует дальнейших исследований.

## ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ТЕМНОЦВЕТНЫХ ДЕЙТЕРОМИЦЕТОВ

Современные сведения о конидиогенезе представителей класса дейтеромицетов поставили под сомнение таксономическую целостность семейства Dematiaceae как самостоятельного таксона, однако экологическая целостность меланинсодержащих гифальных грибов, по-видимому, сохраняется. Ниже мы попытаемся обосновать это положение.

**Темноцветные гифомицеты и их отношение к световому фактору.** Доминирование темнопигментированных грибов большей частью связано с неблагоприятными условиями существования: на поверхности пустынных и высокогорных почв, филлоплане, растительных остатках, высоких слоях земной атмосферы (от 3 до 30 тыс. м). В перечисленных естественных экологических нишах одним из ведущих факторов внешней среды является солнечный свет, в спектре которого наибольшей биологической активностью отличаются коротковолновые лучи, в том числе ультрафиолетовые (Головин, 1944; Литвинов, 1956; Кишко, 1959; Nicot, 1960; Shields, 1961; Мирчинк, 1963, 1971; Machmoud et al., 1964; Bruch, 1967; Ackermann, 1968; Кузнецова, 1970; Запрометова, 1971; Борисова, Двойнос, 1976; Оразов, 1976; Литвинов, Смирнова, 1976; Лысенко, 1979; Жданова, Василевская, 1982; Конопленко, 1982).

Еще в 1950 г. Hawker разделила грибы на четыре экологические группы по их отношению к свету: 1) виды, которые в темноте и на свету образуют нормальные спороношения; 2) виды, которым для спороношения необходим свет; 3) виды, которые лучше спороносят на свету, чем в темноте; 4) виды, у которых свет угнетает спороношение.

По мере накопления фактических данных такое деление в ряде случаев оказалось достоверным на уровне штаммов, но не видов (Johnson, Halpin, 1954; Jerebzoff, 1962; Joly, 1962; Kafi, Tarr, 1963; Duraud, 1976; Чеботарев, Землянухин, 1976). Обоснование выдвинутой классификации грибов по отношению к свету было получено в последние годы. Оно связано с открытием системы, регулирующей спорообразование у ряда аскомицетов, базидиомицетов и дейтеромицетов и названной микохромной по аналогии с фитохромной у высших растений (Tan, Epton, 1967 a, b; Tan, 1975, 1978; Фрайкин и др., 1973, 1974, 1976; Valadon, 1976; Kumagai, 1978; Schneider, Murray, 1979). В основе действия микохромной системы лежит сопряженное действие двух фоторецепторов, избирательно реагирующих на голубой (420 нм) и фиолетовый (305 нм) свет. Установлено регуляторное действие этой системы на скорость и характер спороношения (Botrytis cinerea, Alternaria tomato и Hel-

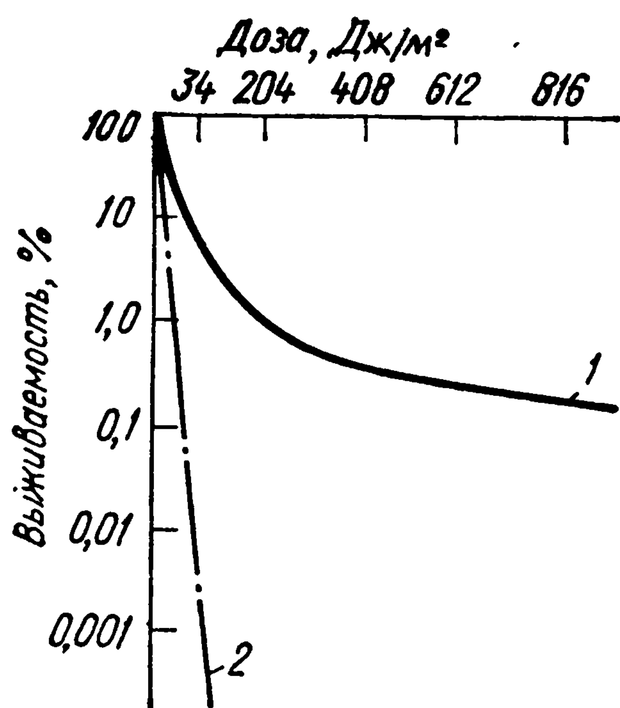



Рис. 29. Выживаемость конидий Paecilomyces lilacinum, облученных УФ-лучами в 0,3 %-ном водном растворе меланинового пигмента (1) и в воде (2).

minthosporium cinerea), на процессы роста и деления клеток (Candida guillermondii), на синтез каротиноидов (Verticillium agaricinum), на скорость прорастания уредоспор (Puccinia graminis). Примечательно, что подавляющее большинство объектов, на которых установлено присутствие микохромных систем, имеет пигменты каротиноидной или меланиновой природы.

В начале 60-х годов в литературе появились первые упоминания о преимущественной выживаемости после УФ-облучения темнопигментированных видов грибов по сравнению со светлоокрашенными (Tinline, 1960; Durrell, 1961; Лях, Рубан, 1968; Curtis, 1970). Для объяснения полученных результатов выдвигается гипотеза о фотозащитной роли меланинового пигмента, локализованного в клеточных стенках грибов.

Мы провели серию экспериментов, доказывающих участие меланинового пигмента в защите грибной клетки от УФ-облучения. Так, получено значительное (на 3—4 порядка) увеличение выживаемости бесцветных конидий чувствительного к УФ-лучам гриба Paecilomyces lilacinum, облученных в водном растворе 0,3 %-ного меланинового пигмента (рис. 29). Характер выживаемости конидий P. lilacinum имел четко выраженный двухкомпонентный характер, что может быть связано либо с гетерогенностью облучаемой популяции конидий, либо с неодинаковым защитным эффектом самого пигмента. Первое предположение снимается в связи с тем, что выживаемость тех же конидий в воде (контроль) подчинялась экспоненциальной зависимости, т. е. конидиальная популяция отмирала равномерно. Для подтверждения второго предположения мы облучали конидии P. lilacinum в растворе меланинового пигмента, концентрация которого варьировала от 0,5 до 0,05 %. С уменьшением содержания пигмента наблюдалось снижение устойчивости к УФ-лучам конидий гриба. Характер дозовой зависимости оставался тем же, но изменялся угол наклона начального участка экспоненты к оси ординат. Выживаемость оставшейся после 20-минутной экспозиции клеточной популяции практически не изменилась с увеличением времени облучения до 1,5 ч и не зависела от испытанных нами концентраций меланина. Отсюда вытекают два предположения: 1) устойчивость к УФ-лучам определяется количеством пигмента в растворе и, по-видимому, в грибной клетке, что соответствует обычному экранированию; 2) возможно, что длительная резистентность оставшейся популяции клеток к облучению связана с активной защитной функцией самого меланина, отличной от того, что имеет место в начальные

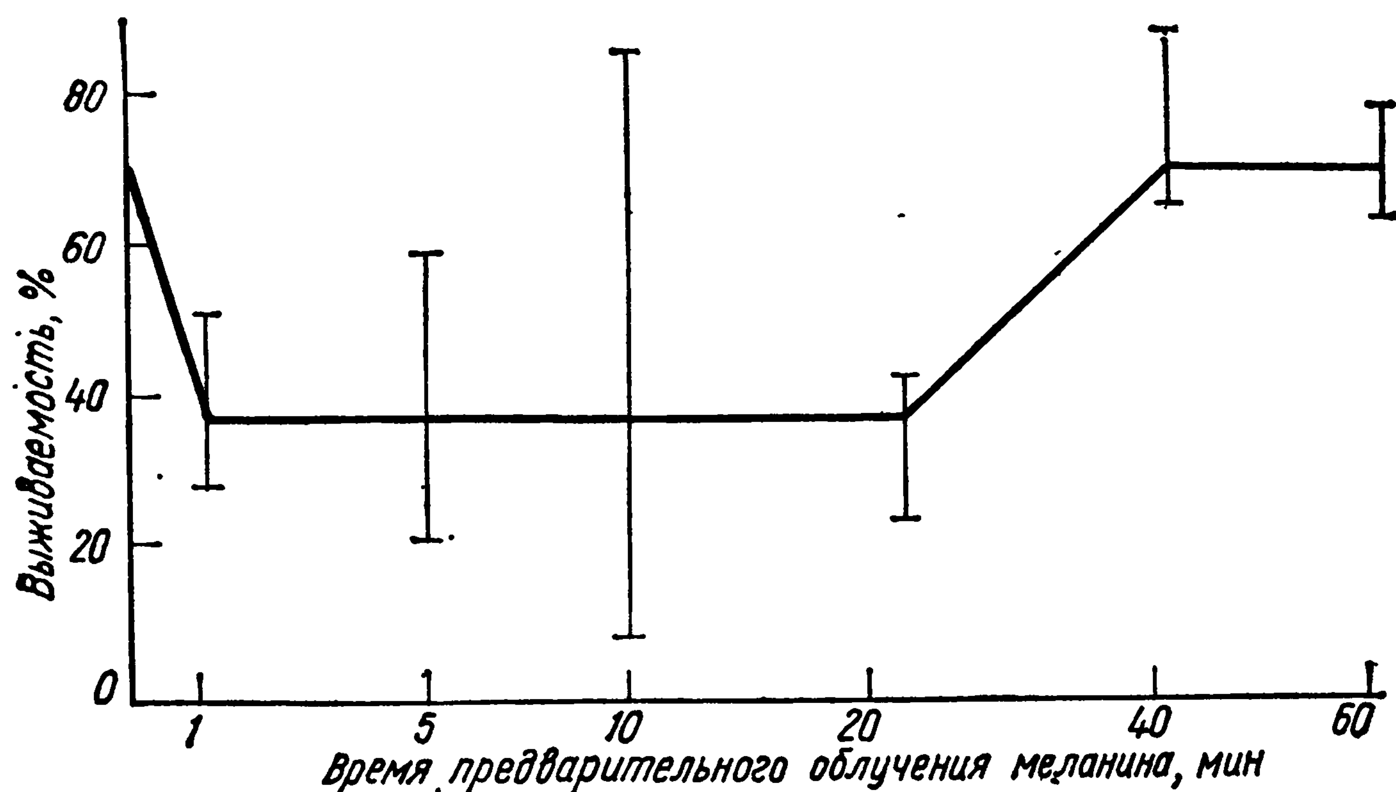



Рис. 30. Выживаемость конидий Paecilomyces lilacinum после облучения дозой 0,68 Дж/м² в предварительно облученном растворе меланинового пигмента.

периоды облучения. Для проверки последнего положения 0,5 %-ный раствор меланинового пигмента (фракция 3б) облучали УФ-лучами 1, 5, 10, 20, 40 и 60 мин. После этого под лучом добавляли по 0,2 мл конидиальной суспензии P. lilacinum ($1\cdot10^8$ конидий/мл), перемешивали, облучали еще 20 мин, что соответствовало резистентному плато на кривой дозной зависимости. Выживаемость конидий, внесенных в раствор меланина, УФ-облученного в течение 1—20 мин, составила 30—40 %, тогда как в пигменте, облученном 40—60 мин, выживало 75—80 % конидий (рис. 30). Следовательно, процесс стабильной устойчивости части клеточной популяции обусловлен активным защитным действием самого пигмента, но на первых этапах облучения имеет место экранирование.

Полученные сведения послужили основанием для более глубокого изучения фотохимической реакции меланинового пигмента. Исследование проведено совместно с сотрудниками отдела свободных радикалов Института физической химии АН УССР с использованием метода электронного парамагнитного резонанса (ЭПР). УФ-облучение тонкослойного грибного образца или изолированного меланинового пигмента (рис. 31) свидетельствовало о фото-

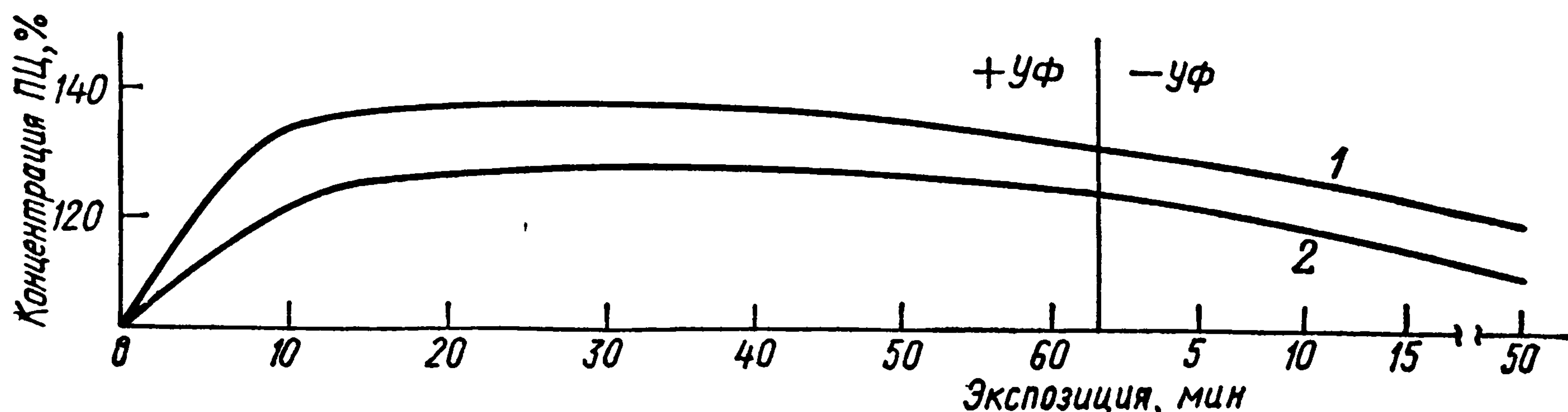



Рис. 31. Изменение интенсивности сигнала ЭПР меланинового пигмента при УФ-облучении и после него у Cladosporium cladosporioides при температурах —120 (*1*) и —80(*2*) °С.

Таблица 36. **Величина сигналов ЭПР * меланиновых пигментов некоторых грибов семейства Dematiaceae и их мутантов на участках кинетических кривых, близких к насыщению, % к исходным**

| Атмосфера, в которой облучали образец | Образец | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Stemphylium ilicis 6062 | Мутант C. cladosporioides Ч-1 | Cladosporium cladosporioides | Мутант C. cladosporioides К-1 | Изолированный меланин | Oidiodendron cerealis 7216 |
| | Светофильтр УФС-1 ($\lambda = 250—390$ нм) | | | | | |
| Воздух | 130—160 | 110—120 | 127—134 | 500—650 | 135—155 | 300—500 |
| Аргон | 120 | 105 | 115—125 | 190—250 | 118—120 | 240 |
| Кислород | 125 | 103—106 | 119—135 | 255—320 | 120—170 | 520—580 |
| | Светофильтр КС-18 ($\lambda \leqslant 700$ нм) | | | | | |
| Воздух | 160 | 103—101 | 107—113 | 130—160 | 140—170 | 150 |
| Аргон | 110 | 100—101 | 104 | 124 | 125—137 | 132 |
| Кислород | 133 | 103 | 105 | 125 | 140 | 140 |

* Лампа ДРШ-1000, облучение в течение 60 мин при температуре —120 °С.

окислении пигмента в первые секунды освещения, что на приборе ЭПР регистрировалось как резкое увеличение интенсивности его сигнала. В дальнейшем процесс стабилизировался за счет обратимого фотопереноса электронов между анион- и катионрадикальными центрами, возникающими под влиянием света. Предельное значение сигнала ЭПР (зона насыщения) зависело от содержания меланина в клеточных стенках (оно было тем меньше, чем выше содержание меланина в клеточных оболочках грибов), состава атмосферы (максимальное значение в воздушной атмосфере), длины волны света (максимальный квантовый выход в УФ-зоне) и температуры (процесс замедляется при минусовых температурах) (табл. 36). Установлено, что меланин реагирует на свет по одноквантовому механизму, а крайняя граница фоточувствительности пигмента находится около 900 нм. Характер фотохимической реакции меланина однообразен и не зависел от вида гриба. Таким образом, фотохимическая реакция меланина состоит из двух этапов: несбалансированного фотоокисления, обусловливающего быстрое отмирание клеточной популяции, и стабилизации, обеспечивающей многочасовую неизменность оставшейся ее части.

**Фотоустойчивость некоторых темноцветных гифомицетов.** Предложенный механизм фотохимической реакции меланинового пигмента послужил основанием для изучения фото- и УФ-устойчивости среди широко распространенных в почве видов и родов представителей семейства Dematiaceae.

Мы изучали отношение к УФ-лучам (254 нм) 291 культуры, выделенных из луговых и пойменно-луговых (21 вид 11 родов), высокогорных (25 видов 18 родов) и засоленных (30 видов 19 родов) почв. Каждая из культур представляла собой природный

изолят, а потому количество культур, представляющих вид или род данного семейства, было неодинаковым. Это обусловило пестроту выборки при определении достоверности различий между родами и видами, а иногда невозможность статистической обработки. Так, широко распространенный и часто встречающийся род Cladosporium был представлен наибольшим количеством штаммов (131), в отличие от родов Diplorhinotrichum, Haplographium, Phialophora и др., выделенных только в единичных случаях.

Изученные грибы семейства Dematiaceae мы условно разделили на высокоустойчивые, устойчивые, чувствительные и высокочувствительные. К высокоустойчивым и устойчивым отнесены такие, выживаемость которых после 2-часовой экспозиции УФ-светом составила более 10 % и от 1 до 10 % соответственно. Виды, выживаемость которых после той же дозы УФ-лучей составила от 0,01 до 1 % и от 0,01 % и ниже, соответственно отнесены к чувствительным и высокочувствительным.

Выявлены большие колебания в УФ-резистентности изученных темноцветных гифомицетов, от 40 % и более до 0,001 %, т. е. в пределах пяти порядков. Эти колебания были несколько меньшими на уровне родов (2—3 порядка) и видов (1—2 порядка) (табл. 37), что согласуется с результатами, полученными на бактериях и культурах тканей (Самойлова, 1967; Жестяников, 1968). Высокоустойчивые к длительному УФ-облучению виды отличаются интенсивно пигментированными, ригидными клеточными оболочками. Характерными особенностями устойчивых к УФ-облучению видов, так же, как и предыдущей группы, являются крупные конидии с ригидными, интенсивно пигментированными стенками.

К УФ-чувствительным видам темнопигментированных гифомицетов отнесены 23 представителя родов Oidiodendron, Scoleocobasidium, Cladosporium, Trichosporium, Haplographium и др.

Обращает на себя внимание, что виды A. dianthicola и C. pallescens, конидии которых менее пигментированы, оказались чувствительными к УФ-лучам, хотя остальные виды этих родов были устойчивы и даже высокоустойчивы.

Виды широко распространенного и представленного в наших исследованиях наибольшим количеством штаммов рода Cladosporium мы условно отнесли к двум группам: чувствительным и высокочувствительным (C. linicola, C. hordei, C. macrocarpum, C. atroseptum, C. brevi-compactum v. tabacinum), (C. elegantulum, C. cladosporioides и др.). Виды, отнесенные к первой группе, отличались достаточно плотными, интенсивно пигментированными, шероховатыми клеточными оболочками, в отличие от видов второй группы, клеточные стенки которых были тоньше и менее пигментированы. Высокочувствительными видами, выживаемость которых после облучения дозой 408 Дж/м$^2$ составила менее 0,01 %, оказались также Diplorhinotrichum sp., Phialophora sp., Chloridium apiculatum. Высокочувствительные к УФ-радиации виды отличались мелкими, слабо пигментированными или почти бесцветными конидиями.

Таблица 37. **Сравнение устойчивости к УФ-облучению природных изолятов семейства Dematiaceae после облучения дозой 408 Дж/м²**

| Виды сем. Dematiaceae | | | |
|---|---|---|---|
| Высокоустойчивые (выживаемость 10 % и выше) | Устойчивые (выживаемость 1—10 %) | Чувствительные (выживаемость 0,01—1 %) | Высокочувствительные (выживаемость от 0,01 % и ниже) |
| Hormiscium stilbosporum; | Rhinocladium sporotrichoides | Cladosporium linicola | Cladosporium elegantulum |
| Dendryphium macrosporioides | Rh. nigrosporioides | C. hordei | Phialophora sp. |
| Heterosporium sp. | Arthrinium sphaerospermum | C. atroseptum | Chloridium apiculatum |
| Curvularia lunata | Humicola grisea | C. macrocarpum | Diplorhinotrichum sp. |
| C. tetramera | Trichocladium opacum | C. brevi-compactum v. tabacinum | Peyronella sp. |
| Drechslera turcicum | T. canadense | Oidiodendron cerealis | Haplographium sp. |
| Stemphylium sarciniforme | Bispora sp. | O. flavum | Monodyctis sp. |
| | Curvularia geniculata | Scolecobasidium constrictum | Periconia cambrensis |
| | Helminthosporium bondaržewi | S. variabile | A. dianthicola |
| | Alternaria sp. | Trichosporium nigricans | Humicola fuscoatra |
| | A. alternata | Curvularia pallescens | Scytalidium lignicola |
| | | Stemphylium ilicis | C. griseo-olivaceum |
| | | S. botryosum | C. cladosporioides |
| | | Chrysosporium sp. | C. transchelii v. semenicola |
| | | Dendriphion comosum | Humicola grisea |
| | | Trichocladium sp. | Aureobasidium pullulans |
| | | Stachybotrys alternans | |
| | | Humicola sp. | |

Изучение природных изолятов семейства Dematiaceae подтвердило определенную зависимость УФ-резистентности от размеров конидий и пигментации их клеточных оболочек. В целом крупные конидии более устойчивы, чем мелкие. Выбранный нами критерий УФ-резистентности меланинсодержащих видов (доза 408 Дж/м²) свидетельствует о чрезвычайно высокой устойчивости этой группы грибов.

При изучении распределения признака УФ-резистентности грибов семейства Dematiaceae в пределах каждого из исследованных нами микоценозов (пойменно-луговые, засоленные и высокогорные почвы) были получены кривые распределения этого признака, напоминающие статистические кривые нормального распределения (Лакин, 1973). Выживаемость большинства культур (41,1 и 45,8 %), выделенных соответственно из луговых и засоленных почв Украины, составила после 2-часовой экспозиции 0,02—0,19 %, устойчивость к этому фактору распределилась в пределах шести

порядков (рис. 32, *2*, *3*). Тем самым не подтвердилось предположение о повышенной устойчивости к УФ-облучению темноцветных гифомицетов из засоленных почв.

Заметно отличалась от описанного распределения УФ-устойчивость высокогорных изолятов семейства Dematiaceae. При этом изменились положение пика кривой и размах распределения. Для большинства культур (34,4 %) выживаемость составляла 0,2—1,9 %, выживаемость 39,7 % изолятов превышала 2 %, т. е. распределение признака УФ-устойчивости было смещено вправо — в сторону повышенной устойчивости к УФ-облучению. В целом колебание признака УФ-устойчивости наблюдалось в пределах четырех порядков (рис. 32, *1*).

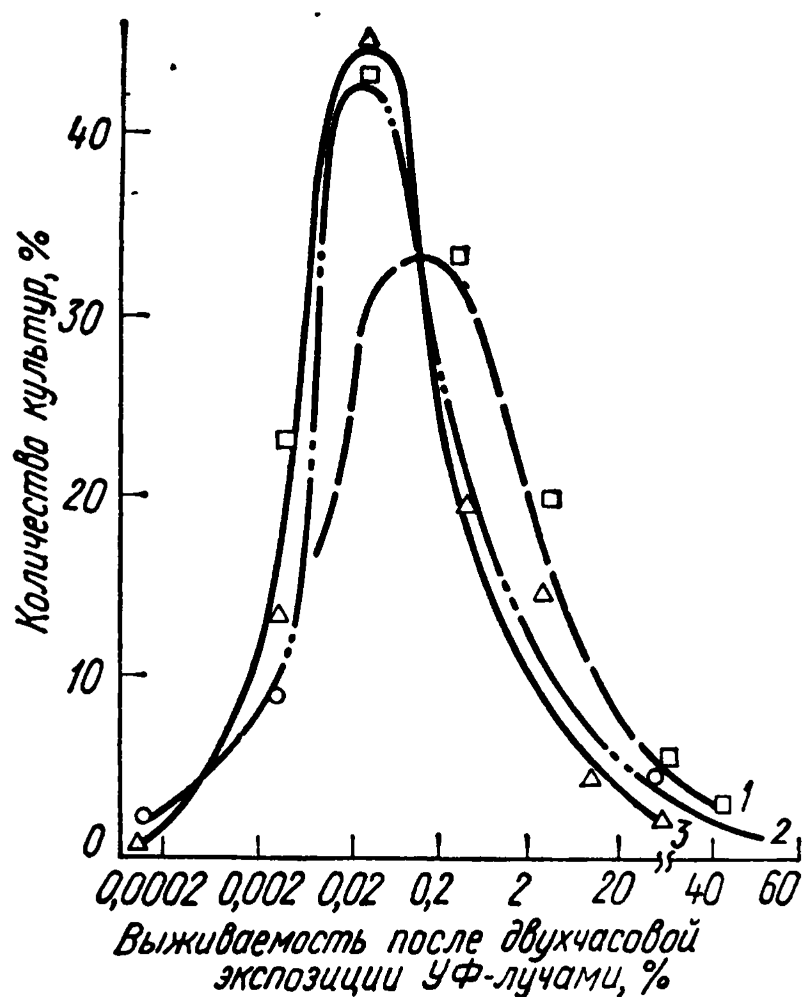



Рис. 32. Распределение по признаку УФ-устойчивости культур семейства Dematiaceae, выделенных из высокогорных (*1*), засоленных (*2*) и пойменно-луговых (*3*) почв.

В связи с выявленными различиями в распределении признака УФ-резистентности среди видов и родов равнинных и высокогорных культур семейства Dematiaceae представлялось целесообразным установить причины их возникновения. Происходят эти различия вследствие преимущественного накопления высокоустойчивых и устойчивых к УФ-лучам видов темноцветных гифомицетов (как показали наши исследования почвенной микофлоры этих районов) или, кроме того, имеет место еще повышенная устойчивость к УФ-радиации высокогорных штаммов одного и того же вида либо рода по сравнению с равнинными. Для доказательства последнего предположения мы сравнивали распространение культур семейства Dematiaceae, выделенных на поверхности равнинных и высокогорных почв и из поверхностных (0—2 см) и глубоких (30—35 см) горизонтов равнинных луговых почв. Очевидно, что грибы при таком сравнении находятся в крайне неравноценных условиях по отношению к природной инсоляции.

Величина выборки позволила проанализировать пять распространенных родов семейства Dematiaceae, выделенных на поверхности равнинных и высокогорных почв. Из них только высокогорные изоляты видов родов Cladosporium и Alternaria достоверно более устойчивы, чем равнинные. При этом они относятся к широко распространенным и представлены в наших исследованиях наибольшим количеством изолятов. УФ-резистентность равнинных изолятов рода Curvularia, напротив, была достоверно выше, чем высокогорных. Следовательно, различия в микофлоре сильно ин-

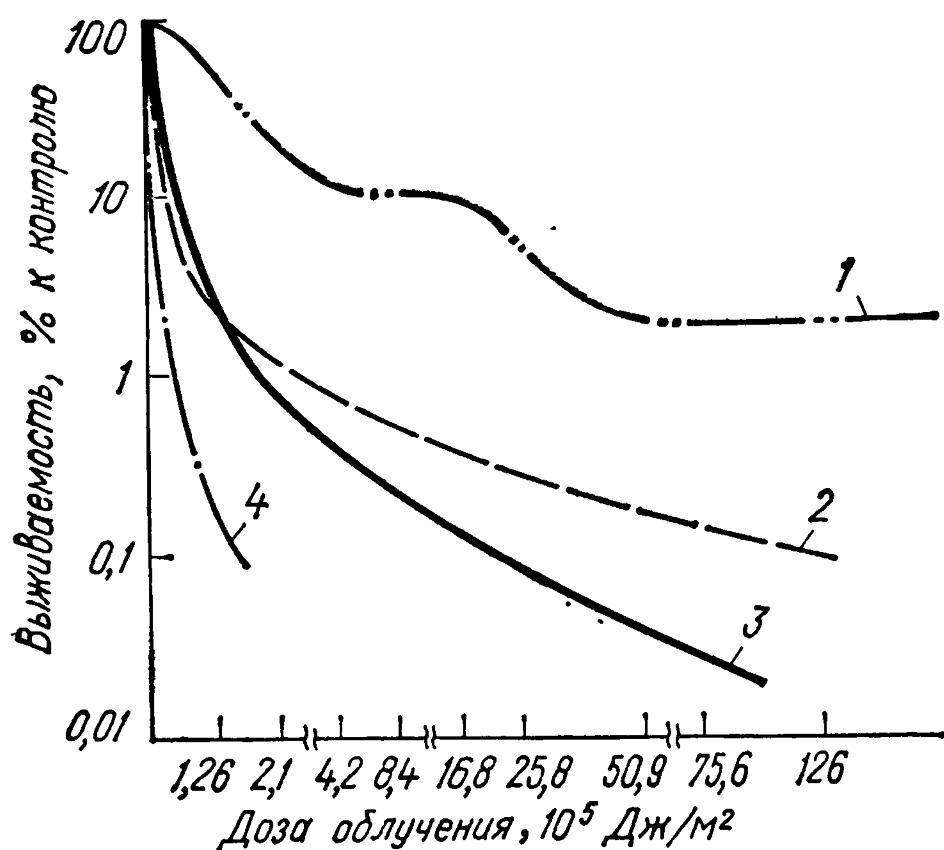



Рис. 33. Выживаемость меланинсодержащих гифомицетов под влиянием искусственного солнечного света:

1 — мутант Ч-1; 2 — исходная культура Cladosporium cladosporioides; 3 — мутант К-1; 4 — мутант БМ.

солируемых районов (высокогорные почвы) обусловлены не только преимущественной встречаемостью устойчивых родов и видов Dematiaceae, но и возможной адаптацией видов этого семейства к окружающим условиям. Последнее положение, очевидно, может иметь только частное значение.

Дозы искусственного солнечного света (ИСС) высокой интенсивности получали на установке ОС-78 Физико-технического ин-та низких температур АН УССР (ФТИНТ), имитирующей излучение, близкое к солнечному. Этот раздел работы выполнен совместно с сотрудниками ФТИНТ (Жданова и др., 1978, 1981). Максимальные дозы для видов рода Stemphylium (наиболее устойчивых из испытанных нами) составляли 3,3—8,2$\cdot 10^8$ Дж/м², что во времени соответствует 10—14-суточной экспозиции. В ряду С. cladosporioides и его цветных мутантов устойчивость к ИСС зависела от степени их пигментации и составила 5,5$\cdot 10^7$ Дж/м² для наиболее пигментированного мутанта Ч-1; 1,5$\cdot 10^7$ — для С. cladosporioides; 7,5$\cdot 10^6$ и 8,4$\cdot 10^5$ соответственно для светлоокрашенных мутантов К-1 и БМ. Характерными особенностями устойчивых к УФ-лучам видов, так же, как и предыдущей группы, являются крупные конидии с ригидными, интенсивно пигментированными стенками. В данном случае выживаемость чувствительных видов описывалась кривой экспоненциального типа, устойчивых — сигмоидной кривой или сложной экспоненциальной кривой и высокоустойчивых — сложной сигмоидной кривой с несколькими плато резистентности (рис. 33). Приведенные значения сублетальных доз, полученных для наиболее устойчивых к этому воздействию видов темнопигментированных грибов, на 2—3 порядка превышают УФ-устойчивость таких эталонных по этому свойству микроорганизмов, как Micrococcus radiophyllus и M. radiodurans.

**Физиологическое своеобразие темнопигментированных видов грибов.** Предложенный механизм реакции меланина на действие света позволяет предположить, что процессы возбуждения или перехода электронов на более высокий энергетический уровень сопровождаются выделением энергии (Жданова и др., 1978; Мележник, 1980). По нашим предположениям, в случае экстремального светового воздействия избыток энергии выделяется в виде тепла

в окружающую среду; при естественном освещении поток электронов может включаться в транспортные системы клетки. По поводу последней, наиболее важной для организма, возможности использования световой энергии получены следующие сведения. С помощью изотопного метода установлено положительное влияние на усвоение грибами углерода ($^{14}C$) из углекислоты воздуха. Объекты исследования: мутант Cladosporium sp. 73M, C. cladosporioides БМ, Curvularia geniculata и Stemphylium ilicis. У этих видов конидиеобразование не нуждалось в световом воздействии. В атмосферу углекислоты, меченной по $^{14}C$ (концентрация 0,14 %), помещали 7-суточную культуру гриба, например, Cladosporium sp. 73M, выращенную предварительно на среде Чапека с сахарозой в качестве источника углерода (гетеротрофный тип питания) или с бикарбонатом натрия (автотрофный способ питания). Экспозиция гриба с $^{14}CO_2$ — 18 ч при постоянном перемешивании и освещении культуры светом интенсивностью 1000 лк. Экспозиция гриба в тех же условиях без освещения считалась контрольной.

Таблица 38. **Усвоение радиоактивного углерода из углекислоты воздуха грибом Cladosporium sp. 73M на свету и в темноте, мкг/г сухой биомассы**

| Условия выращивания | Свет | Темнота |
|---|---|---|
| Контроль (неистощенная культура) | 0,06 | 0,24 |
| Истощение на фосфатном буфере, сут | | |
| 7 | 16,8 | 3,6 |
| 15 | 16,8 | — |
| 23 | 24,0 | 12,0 |
| 30 | 8,4 | 3,6 |

Освещение в каждом из вариантов опыта положительно влияло на усвоение грибом углерода из $^{14}CO_2$. Однако у культуры, растущей на органическом источнике углерода, стимуляция не превышала 50—100 % по отношению к темновому контролю, а у культуры, растущей на неорганическом источнике углерода, освещение увеличивало усвоение $^{14}C$ в 5—7 раз. В целом на свету и в темноте уровень потребления $^{14}C$ автотрофно растущей культурой был значительно выше (табл. 38). Характерно, что свет значительно снижал (на 40 %) усвоение $^{14}C$ апигментным мутантом C. cladosporioides БМ.

Вторая серия опытов была проведена только на пигментированном мутанте Cladosporium sp. 73M, который подвергали продолжительному голоданию, помещая его на фосфатный буфер в условия периодического культивирования. Контролем служила неистощенная культура, выращенная на пивном сусле — оптимальной питательной среде. Методика постановки опытов по усвоению радиоактивного углерода из углекислоты воздуха на свету и в темноте не отличалась от приведенной выше.

Исследовано усвоение $^{14}C$ после 7, 15, 23 и 30 суток голодания (рис. 34). При освещении в теле гриба накапливается заметно больше углерода, чем в темноте. Максимум накопления регистрировали на 23-и сутки истощения. В то же время свет ингибировал усвоение радиоактивного углерода в контрольной культуре гриба

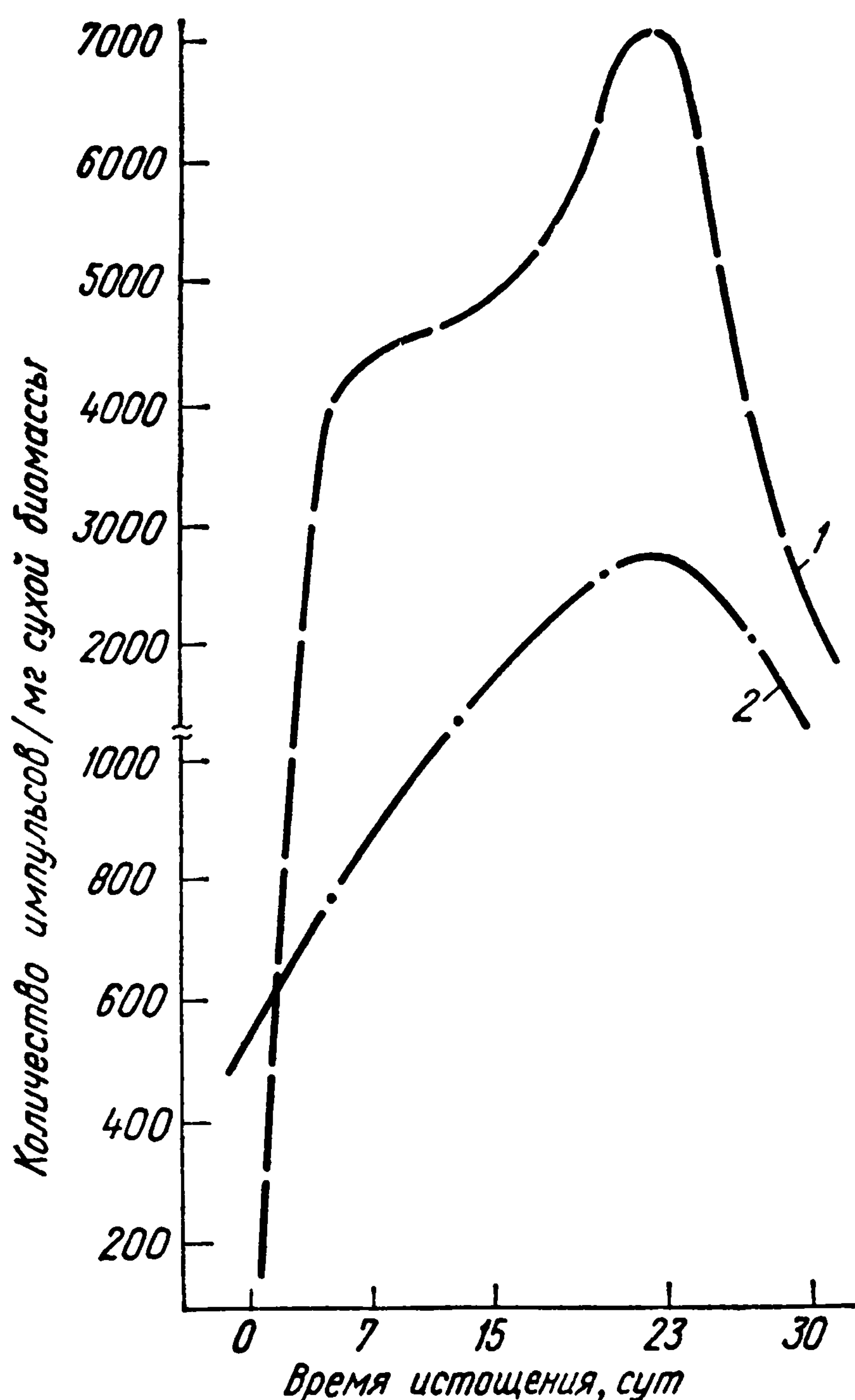



Рис. 34. Усвоение $^{14}C$ из $^{14}CO_2$ воздуха на свету (*1*) и в темноте (*2*) грибом Cladosporium sp. 73М после продолжительного голодания.

(табл. 38). Накопление радиоактивного углерода на рис. 34 дано в импульсах на 1 мг сухой грибной биомассы, а в табл. 38 приведены данные накопления $^{14}C$ в пересчете на 1 мкг углерода / г грибной биомассы. Полученные значения мы попытались сравнить с известными в литературе. Так, Schinner и Concin (1981) изучали фиксацию $CO_2$ гетеротрофно растущими дереворазрушающими грибами. Из них только Fomitopsis pinicola накапливал 0,253 мкг $^{14}C$/г сухой грибной биомассы, остальные пять видов накапливали его в 10 раз меньше. Аналогичные результаты получили Woronick и Johnson (1960), исследуя гетеротрофную фиксацию $CO_2$ Aspergillus niger. К сожалению, в большинстве публикаций подобного рода результаты выражены в импульсах на единицу массы (Stallknecht, Mirocha, 1970, 1971; Mirocha, De Vay, 1971).

Усвоение $^{14}C$ грибом Cladosporium sp. 73М, растущем на жидком сусле в темноте, приближалось к значениям, полученным для Fomitopsis pinicola. Однако процесс голодания коренным образом влиял на интенсивность потребления $^{14}C$ из углекислоты воздуха, увеличивая ее на один-два порядка в темноте и на два-три порядка на свету. Такой значительный прирост углерода за счет углекислоты воздуха свидетельствует о частичном или полном переходе гриба на автотрофный способ питания, что связано со значительными биохимическими изменениями, происходящими в клетке в этот период.

На основании изложенных данных стимулирующее действие света на некоторые виды темноокрашенных гифомицетов мы связываем с наличием меланинового пигмента в клеточных оболочках грибов. Об этом свидетельствуют следующие факты: преимущественное накопление $^{14}C$ на свету наблюдалось только у меланинсодержащих грибов (Cladosporium sp. 73М, Curvularia geniculata и Stemphylium ilicis), напротив, у апигментного мутанта C. cladosporioides БМ оно было негативным; механизм реакции меланина на кванты света позволяет предположить возможность передачи их энергии на транспортные системы клетки.

Одним из ее акцепторов может быть НАД — компонент дыхательной цепи. Первые сведения по этому вопросу приведены в работе Van Woert (1968), который предлагает следующую гипотетическую реакцию:



1) $НАД \cdot H + H^{+} + меланин \rightarrow НАД^{+} + меланин \cdot 2H$;



2) $меланин \cdot 2H + O_2 \rightarrow меланин + H_2O_2$.

Впоследствии появилась серия работ (Menon, Haberman, 1977; Gan. et al., 1976), в которых авторы показали способность меланина окислять НАД·Н посредством переноса электронов на феррицианид в модельной системе: НАД·Н — меланин — $K_3Fe(CN)_6$. Особенности этой реакции авторы изучали в темновых условиях.

Для исследования каталитических и фотокаталитических свойств меланина грибного происхождения мы использовали модельную систему, предложенную Menon, Haberman (1977): НАД·Н — меланин — $K_3Fe(CN)_6$, ход которой контролировали спектрофотометрически. Работу проводили на двухлучевом спектрофотометре Specord UV VIS фирмы Карл Цейсс (ГДР). Реакционная смесь содержала фосфатный буфер 1/15 М рН 7,2, НАД·Н — 185 ммоль/л, $K_3Fe(CN)_6$ и 240 мкг меланина в объеме 2,5 мл. В контрольной кювете находились те же компоненты, за исключением НАД·Н. За ходом реакции следили по убыли НАД·Н, обладающего поглощением при 340 нм. Скорость реакции рассчитывали по формуле

$$V = \frac{0{,}05 \cdot \operatorname{tg} \alpha}{B},$$

где $\operatorname{tg} \alpha$ — касательная кривой падения концентрации НАД·Н; $B$ — количество меланина в кювете, мг; 0,05 — переводной коэффициент, в котором учтены переход от линейных размеров записи на диаграммной бумаге к количеству единиц оптической плотности в минуту, молярный коэффициент поглощения НАД·Н (6,22·10) и переход к количеству микромолей НАД·Н, содержащихся в объеме кюветы (2,5).

Контролем считали модельную систему меланин — $K_3Fe(CN)_6$ (без НАД·Н).

В качестве источника света использовали фотометрическую лампу. После записи хода реакции, катализируемой предварительно освещенным меланином, ее скорость сравнивали со скоростью темновой контрольной реакции при тех же концентрациях реагирующих веществ. Соотношение скоростей опытной и контрольной реакций при одинаковых концентрациях субстрата показало фотокаталитическое действие меланина. Каждое из реагирующих веществ в отдельности не взаимодействовало с меланином, однако добавление последнего в реакционную смесь изменяло характер падения концентрации НАД·Н и увеличивало скорость реакции в начальный период в 1,96 раза. В пределах исследуемых концентраций меланина начальная скорость реакции возрастала пря-

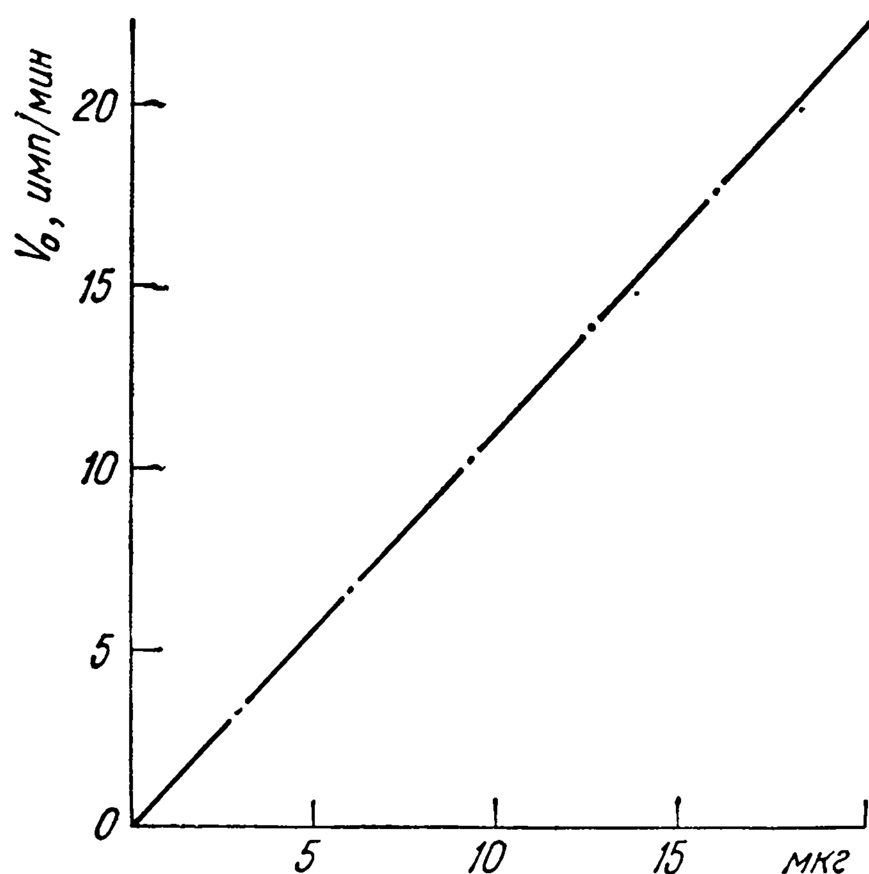



Рис. 35. Зависимость начальной скорости фотокаталитической реакции от концентрации меланина в модельной системе.

мо пропорционально увеличению концентрации пигмента (рис. 35).

Экспозиция меланина на свету в течение 5, 10, 30 и 60 с изменяла каталитическую активность пигмента, тогда как более длительное освещение не отражалось на его каталитической способности. В результате сравнения начальных скоростей опытной и контрольной темновых реакций при одинаковых концентрациях реагирующих веществ выявлен двухфазный характер последействия света (рис. 36). Первый подъем происходит в течение 1-й минуты, затем скорость реакции уменьшается, приближаясь к контрольному значению на 6-й. Начиная с 6-й минуты на кривой наблюдается второй подъем. График той же реакции в полулогарифмическом масштабе показал, что через 6 мин после начала реакции происходит ее замедление.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что грибной меланин в данных условиях может работать только как звено в цепи окислительно-восстановительной реакции НАД·Н — меланин — феррицианид. Выбранные нами условия модельной реакции не исключают возможности осуществления подобного процесса и в биологической системе с той разницей, что в качестве окисляемых и восстанавливаемых веществ в ней могут участвовать другие соединения. Эти данные косвенным образом подтверждают высказанное А. В. Мележиком (1980) предположение о том, что процессы электронного переноса внутри меланиновых гранул могут быть сопряжены с ферментативными процессами в клетке. Это предположение кажется еще более интересным в связи с изучением в данной работе зависимости каталитической активности меланина от освещения, характеризующей его как фотокатализатор.

Судить о механизме фотокаталитического действия меланина на основании полученных данных нельзя, однако ускорение модельной реакции после освещения меланина, сохраняющееся более 12 мин, свидетельствует о том, что предварительная экспозиция пигмента на свету вызывает стойкое усиление каталитической активности меланина, сохраняющееся на протяжении всего контрольного времени. Подобная реактивность меланина не может быть обусловлена только фотовозбуждением пигмента, так как длительность такого возбуждения не превышает $10^{-3}$—$10^{-8}$ с.

Можно предположить следующее: 1) действие света вызывает обратимое конформационное изменение пигмента, однако такая гипотеза плохо согласуется с существующим представлением о меланинах как полимерах с жесткой структурой, весьма устойчивой к различным физическим факторам (Blois, 1971); 2) под действием света происходит изменение транспорта возбужденных центров от середины глобулы к ее периферической части. При этом скорость катализируемой реакции может зависеть от малейших изменений концентраций реагирующих веществ, т. е. на определенном этапе реакции ее скорость будет определяться не только фотокаталитической активностью пигмента, но и концентрацией окисляемого или восстанавливаемого вещества. Возможно, именно этим обусловлен двухфазный характер действия меланина. Несмотря на то что к настоящему времени механизм фотокаталитической активности пигмента неизвестен, полученные результаты могут служить косвенным подтверждением участия меланинового пигмента как переносчика электронов в процессе фиксации $CO_2$ или $HCO_3^-$ в условиях гетеро- и автотрофного роста.

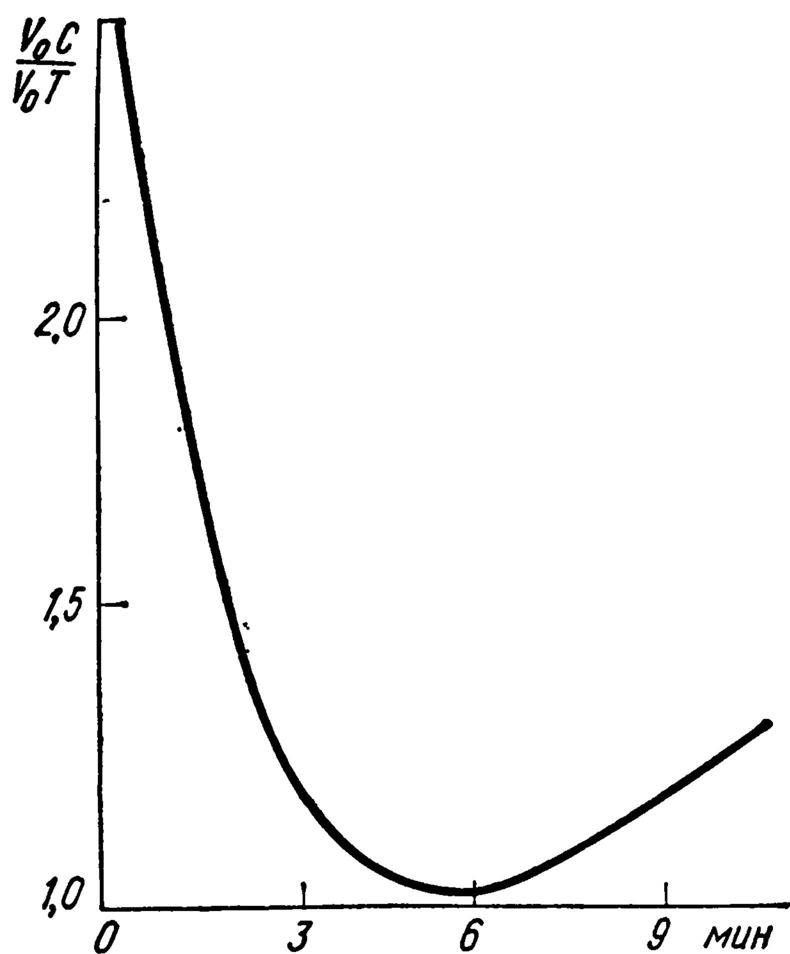



Рис. 36. Двухфазный характер каталитического действия предварительно освещенного меланина в модельной системе.

В процессе выполнения этого раздела работы выявлены следующие характерные свойства темнопигментированных видов грибов:

показана приуроченность некоторых из них к экологическим нишам, характеризующимся повышенной солнечной инсоляцией;

установлено, что это свойство находится в прямой зависимости от толщины и плотности расположения меланиновых гранул в клеточной оболочке грибов;

предложен механизм фотохимической реакции меланинового пигмента;

установлена исключительно высокая устойчивость грибов с повышенным содержанием меланина в клеточных оболочках к экстремально высоким дозам УФ-лучей (254 нм) и искусственному солнечному свету высокой интенсивности;

показано стимулирующее действие света на усвоение углерода из углекислоты воздуха темнопигментированными грибами, особенно в условиях недостатка или полного отсутствия органического источника углерода в питательной среде.

**Темнопигментированные грибы — факультативные автотрофы.** Изучая особенности дыхания ряда меланинсодержащих дейтеромицетов (Cladosporium cladosporioides, его мутантов Ч-1, К-1, БМ,

Curvularia geniculata, Cladosporium sp. 73M), мы установили значительную устойчивость каждого из них к условиям продолжительного голодания, которые достигали истощением грибной культуры на фосфатном буфере pH 6,8 в условиях периодического культивирования. Показателем жизнеспособности гриба служила интенсивность его эндогенного и субстратного (в присутствии глюкозы) дыхания, которое регистрировали на приборе Варбурга. Применение ингибиторов дыхания (цианистого калия, бензгидроксамовой кислоты и дитиокарбомата) позволило судить об активности митохондриальных и медьсодержащих оксидаз в процессе дыхания. Кроме того, с помощью метода ЭПР регистрировали изменение концентрации парамагнитных центров (ПЦ) меланина грибов в процессе истощения (Жданова и др., 1982). Соответствующий теоретический расчет возможных потерь эндогенных субстратов показал, что их должно хватить не более чем на 10 суток истощения. Экспериментально установлено следующее время истощения испытанных культур: 21, 32, 38, 45 и 54 дня соответственно для Cladosporium cladosporioides БМ и К-1, C. cladosporioides, мутанта Ч-1 и Curvularia geniculata, т. е. время истощения коррелировало со степенью пигментации культуры, убывая с ее уменьшением. Отношение этих грибов к указанным ингибиторам процесса дыхания предполагает существование у них как минимум трех параллельных путей переноса электронов: цитохромоксидазного, альтернативного митохондриального и пути, катализируемого медьсодержащими оксидазами. Последнее обстоятельство свидетельствует о высокой защищенности процесса дыхания у меланинсодержащих грибов. Кроме того, на основании совокупности сведений о меланиногенезе у грибов (Bell et al., 1976; Шевцова и др., 1979, 1980) можно предположить, что ведущая роль в ряду медьсодержащих оксидаз принадлежит фенолоксидазам — тирозиназе или лакказе — ферментам, катализирующим начальные этапы синтеза меланинового пигмента и перенос электронов в дыхательной цепи (Demopoulos, Kaley, 1963; Лях, 1981).

Обнаруженная устойчивость к голоданию, продолжительность которой значительно превысила запасы эндогенных субстратов в грибной клетке, обусловила поиск среди видов семейства Dematiaceae культур, способных расти в отсутствие органических источников углерода, которые заменили бикарбонатом натрия или углекислотой воздуха. Испытано 180 штаммов микромицетов, относящихся к 25 видам 15 родов семейства Dematiaceae. Из них только около 15 % штаммов обладали такой способностью, они были выделены главным образом из неплодородных и малопригодных для обитания высокогорных почв Памиро-Алтая, Восточного Памира, хребта Кугитангтау, солонцеватых и тяжелосуглинистых почв Украины. Первичный отбор дейтеромицетов проводили на среде Чапека, в которой органический источник углерода был заменен неорганическим — бикарбонатом натрия (1 г/л).

Показателем фиксации неорганического углерода служили опыты с изотопом углерода, накопление биомассы и морфология

грибов, растущих на средах с неорганическим источником углерода.

Изотопный анализ проводили на двух культурах грибов: Cladosporium sp. 73M и Curvularia geniculata. Грибы выращивали на жидкой минеральной среде с бикарбонатом натрия в качестве источника углерода и инкубировали при температуре 25±2 °С в течение 10, 20 и 30 суток. По истечении указанного времени в среду, где рос гриб, вносили изотоп в виде бикарбоната натрия, меченного по $^{14}C$,— 5 мкКи/10 мл среды. Через 24 ч грибную культуру отделяли от культуральной жидкости и затем многократно промывали ее исходной средой Чапека с содой. Из полученного объема промывной воды отбирали аликвоты (по 0,1 мл) для подсчета в них радиоактивности (количество изотопа, не включившегося в клетку). Отфильтрованный мицелий трехкратно промывали доведенной до кипения 2н. HCl для удаления кислоторастворимых органических веществ из грибной биомассы, после чего фильтр с оставшимся на нем мицелием высушивали и помещали во флакон с 10 мл сцинтилляционной жидкости (ЖС-8) для подсчета его радиоактивности. Из замеренных объемов промывной кислоты также отбирали не менее 5—6 аликвот по 0,1 мл для последующего счета (количество $^{14}C$, включившегося в грибные клетки). Таким образом, радиоактивность грибной биомассы определяли как сумму радиоактивностей мицелия на фильтре и его кислоторастворимых органических веществ. Для определения количества органических веществ, накапливающихся в культуральной жидкости, 1 мл промывной воды смешивали с 9 мл кипящей 2н. HCl и отбирали 5—6 аликвот для последующего счета. Приготовленные образцы помещали во флаконы с 10 мл ЖС-8 и просчитывали на радиометре «Изокап-300».

Усвоение $^{14}C$ из питательной среды Curvularia geniculata зависело от возраста культуры и составило для грибной биомассы после 10, 20 и 30 суток роста 550, 1600 и 90 имп/(мин·мг сухой грибной биомассы). Наибольшая физиологическая активность культуры соответствовала конечному этапу экспоненциальной фазы роста (20 суток), наименьшая — стационарной фазе (30 суток). Радиоактивный углерод активно включался в продукты жизнедеятельности гриба, накапливающиеся в питательной среде. Их радиоактивность составила 434 и 41 тыс. имп/(мин·мг сухой биомассы) после 10- и 30-суточного культивирования соответственно.

Интенсивность усвоения $^{14}C$ из питательной среды культурой Curvularia geniculata была несколько ниже, чем Cladosporium sp. 73M — более 800 имп/(мин·мг сухой биомассы). В культуральной жидкости гриба накапливалось также значительное количество радиоактивного углерода — более 192 тыс. имп/(мин·мг сухой биомассы).

Кроме того, показано усвоение $^{14}C$ из углекислоты воздуха в замкнутом объеме. Через 18 ч в биомассе гриба Cladosporium sp. 73M и его культуральной жидкости накапливалось 245 и 34 тыс. имп/(мин·мг сухой биомассы) соответственно. После 20-суточного

роста эти показатели составили 750 и 13 000 имп/(мин·мг сухой биомассы).

Несомненного внимания заслуживает факт накопления большого количества $^{14}C$ в органических веществах, образующихся в культуральной жидкости в процессе роста гриба. Содержание его на три порядка превышало уровень, накапливающийся в грибных клетках испытанных видов грибов, резко уменьшаясь в период максимальной физиологической активности культур (20 суток). Одним из возможных объяснений такой зависимости может быть физиологическая активность самого гриба, но тогда интенсивность включения углерода в гриб и культуральную жидкость должны изменяться синхронно. В нашем случае максимум радиоактивности наблюдается в культуральной жидкости гриба 10-дневного возраста и в самом грибе после 20 суток роста. Возможно, такое явление имеет приспособительный характер: значительное количество органических веществ, накапливающихся в среде к 10-м суткам роста может вторично использоваться грибом в качестве дополнительного источника органического углерода.

Была изучена морфология грибов, растущих на неорганическом источнике углерода: видов родов Cladosporium, Curvularia, Stemphylium и Helminthosporium. Морфологические изменения в целом имеют общую тенденцию к образованию более мелких конидий, уменьшению в них количества перегородок, образованию в мицелии вздутых клеток и многочисленных хламидоспор.

Первое сообщение о способности видов Fusarium sp. и Cephalosporium sp. расти на среде с бикарбонатом и углекислотой воздуха в качестве источника углерода принадлежит Mirocha, de Vay (1971). Авторы, применив радиоактивный углерод, убедительно показали его включение в грибные клетки. По их предположению, в качестве источника энергии для таких грибов может быть водород, который используется ими аэробно, подобно водородным бактериям. Наряду с этим в последние годы в литературе появились упоминания о способности грибов разных родов и даже классов расти на воде и субстратах с пониженным содержанием углерода и азота (Quereshi, Page, 1970; Tribe, Mobadyl, 1972; Hynes, 1973; Trinci, Collinge, 1974). Наши результаты первичного отбора факультативных гетеротрофов среди видов семейства Dematiaceae показали, что они присутствуют не очень часто, но достаточно постоянно. Изучение физиолого-биохимических особенностей этой интереснейшей экологической группы грибов еще находится на начальных этапах.

**Радиорезистентность грибов семейства Dematiaceae — неспецифический признак, отражающий общую устойчивость организма к неблагоприятным условиям существования.** Кроме УФ-устойчивости мы достаточно широко (на 400 культурах 52 видов 27 родов) изучали влияние высоких доз γ-радиации как экстремального воздействия. Имеющиеся данные о γ-устойчивости грибов семейства Dematiaceae спорадичны и касаются немногочисленных видов, главным образом широко распространенных на разнообразных

растительных субстратах (Webb et al., 1959; Beraha et al., 1959; Пантюхина и др., 1964; Sommer, Maxie, 1966). В этой связи нам казалось необходимым установить критерий устойчивости к этому фактору — величину сублетальной дозы (на уровне $ЛД_{99,99}$), которую определяли облучением каждой культуры последовательно увеличивающимися дозами γ-лучей. Виды темноцветных гифомицетов, для которых сублетальной была доза 500 крад и выше, мы условно отнесли к радиоустойчивым. Радиочувствительными мы считаем виды, сублетальная доза которых составляла 300 крад и ниже. В табл. 39 приведены значения, являющиеся средними арифметическими сублетальных доз изученных родов темноцветных гифомицетов.

К устойчивым относились группы родов Dedimosporae и Phragmosporae с крупными многоклеточными сильно пигментированными конидиями: Stemphylium, Drechslera, Helminthosporium, Curvularia и Alternaria ($ЛД_{99,99}$=700—600 крад). Несколько менее стойкими оказались роды Dendryphion, Cladosporium, Dendryhium, Trichosporium и Stachybotrys ($ЛД_{99,99}$=500 крад). Чувствительными к γ-радиации были многие роды семейства: от Bispora и Trichocladium, конидии которых 2—5-клеточные и довольно крупные, до эндоконидиальных: Gliomastix, Chloridium и Phialophora. Виды родов Oidiodendron, Rhinocladium и Chrysosporium имели довольно мелкие, но явно пигментированные конидии. Таким образом, чувствительность к γ-радиации у изученных видов и родов семейства Dematiaceae не зависела от величины конидий, степени их пигментации и усложнения конидиеносного аппарата.

Изученные нами штаммы были выделены из трех экологических ниш: луговых почв УССР, засоленных почв Степи УССР и высокогорных Памиро-Алтая. В этой связи представлялось целесообразным проверить, влияют ли условия местообитания на радиоустойчивость широко распространенного в этих почвах семейства Dematiaceae, что достигалось определением достоверности различий между равнинными и высокогорными изолятами ряда родов и видов. Соответствующим образом обработаны только те роды темноокрашенных гифомицетов, величина выборки которых позволила произвести соответствующие расчеты. Из шести проверенных таким образом родов только высокогорные изоляты Stemphylium, Alternaria и Humicola достоверно более устойчивы, чем равнинные (Плохинский, 1961; Лакин, 1973). Подобные результаты получены Мирчинк и соавт. (1973) при сравнении равнинных и высокогорных штаммов S. botryosum и C. cladosporioides. Различия в радиорезистентности остальных родов статистически недостоверны и, следовательно, неблагоприятные условия существования только в отдельных случаях могут способствовать преимущественному развитию радиорезистентных штаммов грибов. Вторым достаточно объективным, по нашему мнению, показателем может быть сравнение радиоустойчивых грибов семейства Dematiaceae, выделенных из поверхностных (0—5 см) и более глубоких (30—35 см) почвенных горизонтов. В неокультуренных почвах

**Таблица 39. Радиоустойчивость и морфология конидий изученных родов семейства Dematiaceae**

| Род грибов | Сублетальная доза, крад | Морфологическая характеристика конидий |
|---|---|---|
| Aureobasidium | 850 | Одноклеточные, бесцветные или окрашенные бластоспоры |
| Stemphylium | 700 | Овальные или округлые, муральные, темноокрашенные |
| Helminthosporium | 700 | Цилиндрические или продолговато-булавовидные, с 3—5 и более поперечными перегородками, темноокрашенные |
| Curvularia | 700 | Эллиптические или цилиндрические, характерно изогнутые, с 3—4 поперечными перегородками, темноокрашенные |
| Hormiscium | 700 | Одноклеточные, овальные, в нераспадающихся цепочках |
| Alternaria | 600 | Большей частью обратно-булавовидные, муральные, часто с вытянутой шейкой, темноокрашенные, в акропетальных цепочках |
| Periconia | 600 | Одноклеточные, овальные или шаровидные, темноокрашенные, скучены в головки |
| Peyronella | 500 | Грушевидные или овальные, муральные, иногда в коротких цепочках, темноокрашенные |
| Dendryphion | 500 | Цилиндрические, с закругленными концами, с 3—5 поперечными перегородками, темноокрашенные |
| Dedryphium | 500 | Цилиндрические, с 1—2 поперечными перегородками, темноокрашенные, в цепочках или одиночные |
| Trichosporium | 500 | Одноклеточные, шаровидные или яйцевидные, темноокрашенные |
| Cladosporium | 490 | Одноклеточные, иногда с одной перегородкой, от цилиндрических до яйцевидных, в древовидно разветвленных цепочках |
| Stachybotrys | 490 | Шаровидные или эллиптические, одноклеточные, темноокрашенные |
| Scolecobasidium | 400 | Двухклеточные, Т- или У-образные, светло-оливковые или почти бесцветные, одиночные |
| Scytalidium | 400 | Одноклеточные, темноокрашенные, в цепочках |
| Humicola | 380 | Одноклеточные, круглые, иногда овальные, темноокрашенные, одиночные |
| Arthrinium | 300 | Одноклеточные, чечевицеобразные, с бесцветным ободком, темноокрашенные, одиночные |
| Phialophora | 250 | Эллиптические или удлиненные, одноклеточные, от оливково-коричневых до почти бесцветных, в слизистых головках |
| Chrysosporium | 230 | Одноклеточные, овальные, темно- или светлоокрашенные, одиночные |
| Rhinocladium | 220 | Шаровидные или яйцевидные, темноокрашенные, одиночные |
| Chloridium | 200 | Шаровидные или продолговатые, почти бесцветные, одиночные |
| Trichocladium | 200 | Булавовидные или цилиндрические, с закругленным концом, с одной или несколькими поперечными перегородками, толстостенные, темноокрашенные, одиночные |

| Род грибов | Сублетальная доза, крад | Морфологическая характеристика конидий |
|---|---|---|
| Oidiodendron | 190 | Одноклеточные, цилиндрические, эллиптические или округлые, от темноокрашенных до почти бесцветных, в цепочках |
| Bispora | 100 | Цилиндрические, с округлыми концами, с одной перегородкой, темноокрашенные, в цепочках |
| Haplographium | 100 | Одноклеточные, цилиндрические или эллиптические, бесцветные, в слизистых головках |
| Gliomastix | 50 | Одноклеточные, эллиптические или почти круглые, бесцветные, склеены слизью в колонки |

грибы на поверхности больше подвержены прямому влиянию экологических факторов: действию света, перепадам температуры и влажности и др., чем микофлора глубоких почвенных горизонтов. Такое сравнение возможно было провести только для луговых и засоленных равнинных почв, в которых на указанных глубинах отбирали почвенные образцы. Лимитирующей и в этом случае оказалась величина выборки, позволившая проверить это свойство только у шести родов темноцветных грибов. Радиоустойчивость родов Alternaria, Peyronella, Trichocladium, Humicola, Cladosporium и Stemphylium не зависела от глубины почвенного горизонта. Исключение составлял род Trichocladium, у которого штаммы, выделенные с поверхности почвы, оказались достоверно более устойчивыми к ионизирующему излучению, чем таковые из более глубоких почвенных горизонтов.

Неоднозначность по устойчивости к $\gamma$-излучению наблюдалась у всех изученных видов семейства Dematiaceae, независимо от места их выделения. В ряде случаев (C. cladosporioides, C. hordei и A. alternata) диапазон изменений по признаку радиоустойчивости у равнинных штаммов превышал таковой высокогорных или не отличался от него. В целом внутривидовая (штаммовая) изменчивость грибов часто превышала изменчивость, обнаруженную в пределах рода. Широкий диапазон радиорезистентности внутри вида обеспечивает возможность выживания отдельных его особей в условиях повышенного радиоактивного фона и других биологически экстремальных воздействий, с которыми этот признак коррелирует.

Отношение природных изолятов выделенных из почвы представителей семейства Dematiaceae к ионизирующей радиации можно изобразить графически, отложив на оси абсцисс значения сублетальных доз, полученных для каждого штамма, и на оси ординат — количество культур, известных для каждого значения сублетальной дозы, в процентах по отношению ко всем выделенным изолятам темнопигментированных гифомицетов. Соответствующие кривые распределения радиоустойчивости в пределах семейства

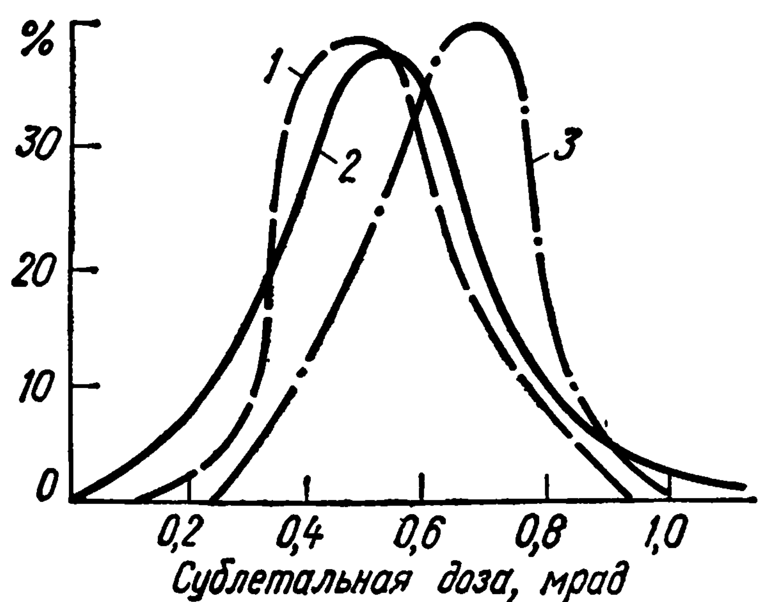



Рис. 37. Распределение по признаку устойчивости к γ-облучению (%) культур семейства Dematiaceae, выделенных из луговых (*1*), засоленных (*2*) и высокогорных (*3*) почв.

Dematiaceae построены для грибов, выделенных из засоленных, луговых и высокогорных почв (рис. 37).

Устойчивость темноцветных гифомицетов из засоленных грунтов (рис. 37) распределилась от 50 до 1200 крад, у 38,4 % (77 штаммов) сублетальной была доза 500 крад, у 18,9 и 5,5 % культур сублетальными были дозы соответственно 700 и 900 крад. После действия доз 100, 200 и 300 крад выживало 7,9—8,4 % всех изученных культур. Крайние участки кривой, отражающие в полученном распределении предельные значения соответственно наиболее высоких и низких сублетальных доз, представлены единичными штаммами. Характер распределения штаммов по устойчивости к γ-излучению подобен тому, что имел место при изучении по УФ-резистентности штаммов, и в значительной степени напоминает вариабельность многих биологических признаков, а кривая этого распределения — кривую нормального распределения. Для подтверждения последнего предположения определяли статистические показатели распределения: коэффициенты асимметрии и эксцесса (Плохинский, 1961; Лакин, 1973). Судя по нашим данным, кривая распределения засоленных почв проявляет слабую левостороннюю асимметрию, луговых почв — практически симметрична. Таким образом, характер распределения радиорезистентности культур, выделенных из засоленных и луговых почв УССР, сходен и подчиняется закону нормального распределения.

Заметно отличалась резистентность к γ-излучению высокогорных темнопигментированных штаммов (см. рис. 37). Прежде всего для большинства изученных культур (56,5 %) сублетальной была доза 700 крад и выше. Рассчитанная величина коэффициента асимметрии $A_s = 0{,}4$ ($>0{,}25$) свидетельствует о правосторонней скошенности кривой распределения. Все остальные показатели полностью подтверждают нормальное распределение этого признака внутри изучаемой группы видов.

Все исследованные критерии распределения свойства радиорезистентности внутри каждой экологической группы семейства Dematiaceae однотипны и подчиняются закону нормального распределения, но темноцветные гифомицеты из высокогорных почв более устойчивы главным образом за счет устойчивых родов групп Didimosporae и Phragmosporae, вследствие чего вершина кривой заметно смещена вправо — в сторону больших значений сублетальных доз.

Изучение резистентности к γ-облучению на широком наборе природных изолятов темноцветных гифомицетов позволило вы-

явить группу устойчивых и чувствительных к этому фактору видов. Их отношение к ионизирующей радиации не было связано с усложнением морфологии и величиной их конидий.

Выявлена значительная внутривидовая изменчивость у некоторых широко распространенных видов почвенных Dematiaceae, которая в ряде случаев превосходила различия, существующие между таксономически близкими видами. В целом у представителей семейства Dematiaceae, выделенных из высокогорных почв, чаще обнаруживались виды радиорезистентные. Сравнение радиоустойчивости равнинных и высокогорных изолятов некоторых широко распространенных родов темноцветных гифомицетов не позволило получить однозначный ответ по этому поводу. Распределение признака устойчивости к γ-облучению в пределах каждого из изученных местообитаний подчинялось закону нормального распределения. Исследование радиорезистентности почвенных темноцветных гифомицетов, выделенных из разных экологических ниш, расширяет наши сведения о недостаточно изученной в этом отношении группе грибов и позволяет оценить значение этого признака в двух аспектах: экологическом и таксономическом. Экологической значимости грибов семейства Dematiaceae посвящен данный раздел главы. Показано таксономическое значение признака радиоустойчивости, которое проявлялось на уровне рода, но не вида.

Выявленная ранее (Жданова, Походенко, 1970) зависимость радиорезистентности грибов семейства Dematiaceae от концентрации их парамагнитных центров (ПЦ) меланиновых пигментов является показателем того, что не просто присутствие меланина, но прежде всего его содержание (концентрация ПЦ в биополимере) определяет чувствительность грибного организма к ионизирующему излучению. Это обстоятельство служит экспериментальным подтверждением гипотезы об электронно-донорном механизме защитного действия меланина, высказанной Commoner и соавт. (1954) и впоследствии расширенной трудами Пюльман и Пюльман (1965), Blois et al. (1964) и др. Защитное действие меланина связывается с адсорбцией вторичных электронов в клетке, что сопровождается уменьшением сигнала ЭПР, т. е. чем выше у пигмента способность к восстановлению, тем эффективнее защита от ионизирующих излучений. Возникновение свободных радикалов и вторичных электронов в живой клетке связано также с условиями повышенной сухости воздуха и субстрата, с нарушениями в составе воздушной атмосферы (гипоксия, повышенное содержание кислорода). При этом присутствие меланинового пигмента с высоким содержанием ПЦ оказывает защитное действие по указанному выше механизму. Отсюда следует, что определение степени устойчивость к излучению грибов семейства Dematiaceae, благодаря своей простоте и доступности, имеет несомненное преимущество для первичного отбора темноцветных гифомицетов на общую устойчивость к экстремальным условиям существования. В соответствии с классификацией Календо (1972), мы считаем, что защитная реакция меланинового пигмента, способного поддерживать

оптимальный уровень окислительно-восстановительных реакций в грибной клетке, может быть отнесена к разряду первичных неспецифических и проявляется, по всей вероятности, в любых условиях, изменяющих уровень окислительно-восстановительных реакций. Выявленная в ряде случаев исключительно высокая устойчивость темнопигментированных грибов к высоким дозам УФ и γ-радиации свидетельствует о высокой надежности изученных систем, подчас превышающих необходимую для земных условий существования.

Мы полагаем, что совокупность приведенных экспериментальных данных позволяет выделить меланинсодержащие грибы, значительную часть которых составляют темноцветные гифомицеты, в отдельную экологическую группу.

Характерными признаками, определяющими обособленность грибов этой группы, являются следующие:

1) реакция темнопигментированных грибов на свет, способствующая усвоению углерода из углекислоты воздуха, особенно на фоне пониженного содержания органических источников углерода в окружающей среде;

2) обратимый фотоперенос электронов в освещаемых спектральным светом и УФ-лучами конидиях темнопигментированных грибов, обеспечивающий исключительно высокую устойчивость таких конидий к высоким дозам искусственного солнечного света высокой интенсивности и УФ-лучей;

3) неспецифическая широкая защитная реакция меланинового пигмента, связанная с его способностью обратимо отдавать и принимать электроны при нарушении уровня окислительно-восстановительных реакций в клетке, как, например, ионизирующая радиация, условия повышенной сухости воздуха и субстрата, повышенное или пониженное содержание кислорода во внешней среде;

4) совокупность таких признаков, как малая удельная скорость роста (0,02 μ), приспособленность к пониженному содержанию и даже отсутствию органического источника углерода в питательной среде, устойчивость к комплексу крайне неблагоприятных условий существования, позволяет отнести исследованные меланинсодержащие грибы к группе автохтонных видов (Виноградский, 1952; Pugh, 1980).

Выдвинутая гипотеза нуждается в проверке на более широком круге грибных объектов с привлечением современных биохимических методов.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аксель М.* О сезонной количественной динамике почвенных грибов.— Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 1965, **14**, № 3, с. 366 — 376.

*Алешина О. А.* Состояние и перспективы изучения энтомопатогенных грибов в СССР.— Микология и фитопатология, 1978, **12**, № 6, с. 457—459.

*Алешина О. А.* Состояние и перспективы изучения энтомопатогенных грибов в СССР.— Микробиол. пром-сть, 1980, вып. 4, с. 26—27.

*Андо Тацуо, Цуцуми Тосио.* Изучение микофлоры некоторых лесных почв.— Кёто дайгаку нотакубу энсюрин. Bull, Kyoto Univ., Forestes, 1965, **37**, с. 40—54. Яп. (по резюме).

*Андреева Р. В.* К изучению энтомофильных грибов в почвенных биоценозах.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах» (Москва, 24—28 мая 1977 г.). Л. : Наука, 1977, с. 29—30.

*Андреева Р. В.* Изучение патогенного для личинок слепней гриба Tabanomyces milkoi.— Мед. паразитология, 1978, **51**, № 1, с. 14—20.

*Андреюк Е. И., Билай В. И., Коваль Э. З., Козлова И. А.* Микробная коррозия и ее возбудители.— Киев : Наук. думка, 1980.— 287 с.

*Андреюк Е. И., Валагурова Е. В., Мятликова Е. А., Ткачева Г. А.* Целлюлозоразрушающие микроорганизмы заповедного и окультуренного чернозема Хомутовской степи.— Микробиол. журн., 1979, **41**, № 5, с. 466—471.

*Андреюк Е. И., Владимирова Е. В., Мятликова Е. А. и др.* Микробные ценозы черноземов обыкновенных Хомутовской степи.— В кн.: Исследование почв и почвенных режимов в степных биогеоценозах Приазовья. М. : Изд-во АН СССР, 1979, с. 55—74.

*Аристовская Т. В.* Микробиология процессов почвообразования.— Л. : Наука, 1980.— 187 с.

*Афанасьева М. М., Чулкина В. А.* Влияние минеральных удобрений на численность конидий Helminthosporium sativum Pamm. King. et Bakke в почве — Микология и фитопатология, 1977, **11**, вып. 2, с. 131—134.

*Бабчук И. В., Ключко З. Ф., Коваль Э. З.* Массовое размножение совки С-черное — Защита растений, 1978, № 12, с. 35.

*Батко А. В.* Случай массовой гибели итальянской саранчи от грибной болезни в степях Саратовской области в 1955 г.— В кн.: Сб науч. студ. работ МГУ. Биология и почвоведение. М. : Изд. Моск. ун-та, 1957, с. 74—79.

*Беклемешев В. Н.* Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций экопаразитов и нидиколов.— Зоол. журн., 1961, 2, № 2, с. 149—158.

*Бенкен А. А.* Почвенный фунгистазис, его сущность и практическое значение.— Микология и фитопатология, 1975, **9**, № 2, с. 36—38.

*Бенкен А. А., Хацкевич Л. К.* Почвенная инфекция корневой гнили хлебных злаков.— Там же, 1976, **10**, № 6, с. 491—496.

*Берестецкий О. А., Торжевский В. И., Мочалов Ю. М.* Особенности микрофлоры дерново-подзолистой почвы при бессменном выращивании сельскохозяйственных растений и в севообороте.— Микробиология, 1976, **65**, № 4, с. 710—716.

*Білай В. Й.* Вплив різних видів фузаріум на хлібні злаки.— Мікробіол. журн., 1952, **14**, № 4, с. 58—69.

*Билай В. И.* Симбиотрофные свойства видов фузариум и других почвенных грибов.— В кн.: Тр. конф. по микотрофии растений. М. : Изд-во АН СССР, 1955, с. 128—139.

*Билай В. И.* Физиологические основы жизнедеятельности грибов в почве.— В кн.: Систематика, экология, физиология грибов : Тр. I Респ. конф., Киев, 1975 г. Киев : Наук. думка, 1975, с. 4—6.

*Билай В. И.* Фузарии.— Киев : Наук. думка, 1977.— 442 с.

*Билай В. И.* Основы общей микологии. / Предисл. М. В. Горленко.— 2-е изд.— Киев : Вища школа, 1980.— 359 с.

*Билай В. И.* Летучие антибиотики у грибов Trichoderma.— Микробиология, 1956, **25**, № 4, с. 458—465.

*Билай В. И., Вьюн А. А.* Антибиотические свойства летучих веществ грибов рода Mortierella.— В кн.: Антибиотики. Киев : Изд-во АН УССР, 1958, с. 161—167.

*Білай В. Й., Дарменко М. С.* Мікофлора ризосфери ярої пшениці при різних системах живлення в сівозміні.— Наук. праці від. с.-г. наук АН УРСР, 1952, **1**, с. 3.

*Білай В. Й., Заневич В. Ю., В'юн Г. Н.* Розвиток грибів в ризосфері бавовнику.— Мікробіол. журн., 1954, **16**, № 4, с. 12—18.

*Білай В. Й., Шематюк О. Г.* Целюлозоруйнівні мікроміцети деяких типів грунтів УРСР.— Там же, 1974, **36**, № 3, с. 300—303.

*Билай В. И., Мусич Е. Г.* Распространение целлюлозоразрушающих грибов в почве степных биогеоценозов.— В кн.: Исследование почв и почвенных режимов в степных биогеоценозах Приазовья. М. : Ин-т агрохимии и почвоведения АН СССР, 1979, с. 69—72.

*Билай В. И., Пидопличко Н. М.* Токсинообразующие микроскопические грибы.— Киев : Наук. думка, 1970.— 289 с.

*Билай Т. И.* Термостабильные ферменты грибов.— Киев : Наук. думка, 1979.— 245 с.

*Білай Т. І., Захарченко В. О.* Амплітуда росту грунтових термофільних та мезофільних мікроміцетів.— Мікробіол. журн., 1971, **33**, № 1, с. 30—34.

*Билай Т. И., Сиверс В. С., Захарченко В. А., Жернова И. И.* Термофильные грибы почв Украины и их ферментативные свойства.— В кн.: IV Закавказ. совещ. по спор. растениям (Ереван, 25—28 сент. 1972 г.) : Тез. докл. Ереван : Изд-во Ереван. ун-та, 1972, с. 121—122.

*Білик Г. І.* Типові степи.— В кн.: Рослинність УРСР. К. : Наук. думка, 1973, с. 229—239.

*Білик Г. І., Брадіс Є. М.* Геоботанічне районування УРСР.— Укр. ботан. журн., 1962, **19**, № 4, с. 16—20.

*Большев Л. Н., Смирнов Н. В.* Таблицы математической статистики.— М. : Наука, 1965.— 464 с.

*Борисова В. Н.* Пероксидазы у грибов.— В кн.: Метаболиты почвенных микромицетов. Киев : Наук. думка, 1971, с. 70—71.

*Борисова В. Н.* Harmoniella — новый род гифомицетов.— Микология и фитопатология, 1981, **15**, № 2, с. 89—92.

*Борисова В. М., Двойнос Л. М.* Про участь грибної пероксидази в детоксикації деяких дихальних отрут.— Мікробіол. журн., 1971, **33**, № 3, с. 321—323.

*Борисова В. Н., Двойнос Л. М.* Влияние некоторых субстратов пероксидазного окисления на пероксидазную активность грибов, выделенных с элементов лесной подстилки.— Микология и фитопатология, 1972а, **6**, № 2, с. 152—154.

*Борисова В. Н., Двойнос Л. М.* До питання про непряму дію пероксидази на клітини дріжджів.— Мікробіол. журн., 1972б, **34**, № 2, с. 263—264.

*Борисова В. Н., Двойнос Л. М.* Про біологічну роль пероксидази у грибів.— Там же, 1973, **35**, № 2, с. 159—162.

*Борисова В. Н., Двойнос Л. М.* Эколого-систематический анализ микофлоры опавших листьев и хвои в лесах Украинской ССР.— Микология и фитопатология, 1976, **10**, № 6, с. 465—477.

*Борисова В. М., Двойнос Л. М.* Вплив екстрактів з опалого листя та хвої на мікрофлору грунту.— В кн.: VI з'їзд Укр. ботан. т-ва. (Ужгород, квітень 1977 р.). К.: Наук. думка, 1977а, с. 185—186.

*Борисова В. Н., Двойнос Л. М.* Микофлора опавших листьев и хвои в различных типах леса УССР.— В кн.: Тр. симпоз. «Изучение грибов в биоценозах» (Москва, 24—28 мая 1977 г.). Л.: Наука, 1977б, с. 35—37.

*Борисова В. Н., Двойнос Л. М.* Spadicesporium V. Borisova et Dvoin.— новый род гифомицетов.— Новости систематики низших растений, 1982, **19**, с. 33—46.

*Борисова В. Н., Двойнос Л. М., Лизак Ю. В.* Физиологическая активность грибов на опавших листьях и хвое в лесах УССР.— Микология и фитопатология, 1978, **12**, № 4, с. 273—280.

*Борисова В. М., Дігтяр Р. Г., Гудкова Л. В., Двойнос Л. М.* Пероксидазна активність мікроскопічних грибів.— Мікробіол. журн., 1971, **33**, № 6, с. 709—711.

*Бреев К. А.* Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов.— Л.: Наука, 1972.— 70 с.

*Бреус Н. М., Михновская А. Д.* Сезонная динамика органического вещества в черноземах.— Почвоведение, 1976, № 2, с. 18.

*Бурова Л. Г.* Изучение экологии макромицетов в лесных биогеоценозах.— В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах: Тез докл. симпоз. Л.: Наука, 1977, с. 10.

*Булавская Е. С., Гусева Э. А.* Состав почвенных грибов под влиянием предшественников.— Учен. зап. Горьк. пед. ин-та, 1970, **113**, с. 8—11.

*Быстрицкая Т. Л., Осычнюк В. В., Генов А. П.* О роли почвы в сукцессионном процессе и формировании первичной биологической продуктивности в условиях разнотравнотипчаково-ковыльной степи Приазовья.— В кн.: Почвенно-биоценологические исследования в Приазовье. М.: Наука, 1975, с. 34—72.

*Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике.— Л.: Наука, 1969.— 162 с.

*Василяускас А. П.* Из опыта борьбы с корневой губкой в Литовской ССР.— В кн.: Корневая губка. Харьков: Прапор, 1974, с. 62—68.

*Вассер С. П., Солдатова И. М.* Высшие базидиомицеты степной зоны Украины.— Киев: Наук. думка, 1977.— 465 с.

*Великанов Л. Л., Успенская Г. Д.* Некоторые вопросы экологии грибов.— М, 1980.— Т. 4. 105 с. (Итоги науки и техники / ВИНИТИ. Сер. Ботаника).

*Вернадский В. И.* Проблемы биогеохимии. II. О коренном материально-энергетическом отличии живых и косных тел биосферы.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.— 360 с.

*Вернадский В. И.* Биосфера.— М.: Мысль, 1967.— 356 с.

*Вернандер Н. Б., Годлин М. М., Самбур Г. Н., Скорина С. А.* Почвы УССР.— Киев; Харьков: Госсельхозиздат УССР, 1951,— 326 с.

*Визначник* грибів України. Т. 3. Незавершені гриби / С. Ф. Морочковський, Г. Г. Радзієвський, М. Я. Зерова та ін.— Киев: Наук. думка, 1971.— 696 с.

*Викторов Г. А.* Колебания численности насекомых как регулируемый процесс.— Журн. общ. биологии, 1965, **26**, № 1, с. 43—55.

*Викторов-Набоков О. В.* Статистическая оценка встречаемости в паразитологических исследованиях. Реф. информ. МВССО УССР, 1966.

*Викторов-Набоков О. В.* Биологические основы борьбы с синантропными мухами в сельских условиях Лесостепи УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1968.— 20 с.

*Вильямс В. Р.* Естественно-научные основы луговодства.— М.: Изд-во АН СССР, 1922.— 20 с.

*Виноградский С. Н.* Об автохтонной микрофлоре возделываемой почвы.— В кн.: Микробиология почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 411—412.

*Вишнякова З. В.* Микофлора кедровников Западных Саян.— Новосибирск: Наука, 1974.— 140 с.

*Возняковская Ю. М., Язвицкий М. Н.* Влияние различных удобрений на биологические процессы в ризосфере яблони и урожайность.— Агробиология, 1958, № 3, с. 95—98.

*Воронина Э. Г.* Исследования по энтомофторозам тлей.— В кн.: Ресурсы биосферы : (Итоги сов. исслед. по междунар. биол. программе АН СССР). Л. : Наука, 1976, вып. 2, с. 160—169.

*Ворошилова Е. А.* Микрофлора ризосферы яблони на различной глубине залегания корней.— Науч. тр. Уман. с.-х. ин-та, 1960, вып. 12, с. 203—205.

*Востров И. С., Долгих Ю. Р.* Микрофлора затопленных почв рисовых полей.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1970, № 1, с. 64—71.

*Вудвелл Дж.* Круговорот энергии в биосфере.— В кн.: Биосфера. М. : Мир, 1972, с. 41—59.

*Гаврик П. А.* Фізичні властивості грунтів степу.— Агрохімія і грунтознавство, 1975, вип. 29, с. 40—60.

*Гаврилова Е. А.* Влияние минимальных обработок почвы на развитие микрофлоры и корневую гниль озимой пшеницы.— В кн.: Микроорганизмы как компонент биогеоценоза : Материалы Всесоюз. симпоз. Алма-Ата : Наука, 1982, с. 145—146.

*Галстян А. Ш.* Ферментативная активность почв Армении.— Ереван : Айастан, 1974.— 259 с.

*Гиляров М. С.* Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949.— 277 с.

*Гиляров М. С.* Биогеоценология и агроценология.— В кн.: Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М. : Наука, 1980, с. 8—22.

*Головин П. Н.* Закономерности распределения микофлоры на Памире.— Изд. Тадж. фил. АН СССР, 1944, № 8, с. 89—92.

*Головко Э. А.* Роль микроорганизмов в почвоутомлении и восстановлении плодородия.— В кн.: Аллелопатическое почвоутомление. Киев : Наук. думка, 1979, с. 159—202.

*Головков А. М., Черкашина Н. Ф.* Изменение биологической продуктивности агроценозов пшеницы в севооборотах интенсивного типа.— Там же, с. 133—134

*Голубец М. А., Одинак Я. П., Чернобай Ю. Н., Шевчук А. И.* Системный подход к познанию сущности деструкционного процесса в биоценозах.— В кн.: Проблемы и методы биотической деструкции : Тез докл. III шк. (Львов, окт. 1982 г.). Львов, 1982, с. 5—7.

*Гомоляко М. І.* Вплив на ріст ярої пшениці грибів з її ризосфери (Попереднє повідомлення).— Мікробіол. журн., 1957, 19, № 2, с. 8—15.

*Гомоляко М. І.* Вплив на ріст ярої пшениці грибів з її ризосфери.— Там же, 1958, 20, № 3, с. 3—9.

*Гомоляко М. І.* Вплив на ріст ярої пшениці грибів з її ризосфери (Друге повідомлення).— Там же, с. 3—9.

*Гомоюнова Н. П., Кальвиш Т. К.* Биология и грибные болезни куколок Oedemagena tarandi L. и Cephemia trompe Madeer в условиях Чукотки.— Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол. наук, 1971, 10, № 2, с. 93—102.

*Гордиенко Т. Н., Гайдамакина Л. Ф., Перемузова Л. А.* Роль микрофлоры в разложении растительного органического вещества в естественных и культурных фитоценозах.— Экология, 1979, № 6, с. 27—31.

*Горленко М. В., Сизова Т. П., Сидорова И. И. и др.* Жизнь растений : В 5-ти т.— Т. 2. Грибы.— М. : Просвещение, 1976.— 480 с.

*Горшин С. Н., Крапивина И. Г.* О роли сумчатых и несовершенных грибов в разрушении древесины.— Микология и фитопатология, 1969а, 3, № 5, с. 477—480.

*Горшин С. Н., Крапивина И. Г.* Роль сумчатых и несовершенных грибов в разрушении древесины.— Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Секция зоологии и ботаники, 1969, кн. 2, с. 82—84.

*Грант В.* Эволюция организмов.— М. : Мир, 1980.— 407 с.

*Гребенюк И. Н.* Грибы р. Fusarium в некоторых почвах лесостепной и степной зон Западной Сибири.— Водоросли и грибы Сибири и Дал. Востока, 1970, ч. 1, вып. 3, с. 162—166.

*Гомоляко М. І.* Гриби на корінні ярої пшениці.— Мікробіол. журн., 1956, 18, № 3, с. 3—8.

*Гомоляко М. І.* Гриби на корінні ярої пшениці на півдні УРСР.— Там же, с. 12—24.

*Гресь Ю. А.* Мікози бурякових попелиць (листяної і кореневої).— Там же, 1975, **37**, № 2, с. 185—190.

*Гресь Ю. А., Коваль Э. З.* Новый вид энтомофторы, поражающий свекловичную корневую тлю.— Там же, 1982, **44**, № 2, с. 64—69.

*Гришкан И. Б.* Микромицеты основных растительных сообществ тундр бассейна реки Верхнего Таймыра.— В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах: Тез. докл. симпоз. Л.: Наука, 1977, с. 132.

*Гузев В. С., Бондаренко Н. Г., Гэнзов Б. А. и др.* Структура инициированного микробного сообщества как интегральный метод оценки микробиологического состояния почвы.— Микробиология, 1980, **49**, № 1, с. 134—139.

*Гребенюк И. Н.* Распространение видов рода Penicillium в некоторых почвах Западной Сибири.— Водоросли и грибы Сибири и Дал. Востока, 1970, ч. 1, вып. 3, с. 155—161.

*Гребенюк И. Н., Скилягина Т. С., Половинко Г. П.* Вопросы экологии некоторых фитопатогенных грибов.— Тр. Биол. ин-та Сиб. отд-ния АН СССР, 1974, вып. 27, с. 170—176.

*Гребенюк И. Н.* Сравнительное изучение микофлоры некоторых засоленных почв Западной Сибири.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев: Наук. думка, 1975, с. 21—22.

*Гребенюк М. В.* Поширення мукорових грибів у грунтах соснових лісів Центрального Полісся України.— Мікробіол. журн., 1968, **30**, № 6, с. 514—519.

*Гребенюк М. В.* Поширення аспергілів у грунтах соснових лісів Центрального Полісся України.— Там же, 1969, **31**, № 1, с. 18—22.

*Гребенюк М. В.* Грибы почв сосновых лесов центрального Полесья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1970.— 21 с.

*Гребенюк М. В.* Про мікофлору грунтів соснових лісів Центрального Полісся України.— Мікробіол. журн., 1971, **33**, № 4, с. 434—437.

*Гюсян М. М.* Влияние некоторых ризосферных грибов на всхожесть семян и рост проростков табака.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев: Наук. думка, 1975, с. 81.

*Давыдова А. В.* Микозные инфекции в очагах лесных вредителей.— В кн.: Вопросы лесозащиты. Т. 1. Материалы II межвуз. конф. по защите леса. М.: Изд-во МГУ, 1963, с. 54—56.

*Дорожкин Н. А., Чекалинская Н. И., Ниетковская В. И.* Взаимоотношения паразитных грибов-микромицетов и бобовых растений и их влияние на развитие растительной ассоциации.— В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах. Л.: Наука, 1977, с. 53.

*Дорохова Н. А.* О микотрофном питании пшениц.— Докл. С.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1952, вып. 7, с. 20—23.

*Дубинин Н. П., Алтухов Ю. П.* Популяционно-генетические аспекты проблемы биосферных заповедников.— В кн.: Биосферные заповедники. Л.: Гидрометиздат, 1977, с. 136—139.

*Дудка І. О.* Водні гіфоміцети України.— К.: Наук. думка, 1974.— 240 с.

*Дудка И. А.* Водные гифомицеты — компоненты лотических биоценозов.— В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах. Л.: Наука, 1977, с. 13.

*Дудка И. А., Коваль Э. З., Андреева Р. В.* Новый вид рода Coelomomyces Keilin (Phycomycetes, Blastocladiales).— Новости систематики низших растений, 1973, вып. 10, с. 88—91.

*Дудка І. О., Сміцька М. Ф., Смик Л. В., Мережко Т. О.* Деякі теоретичні питання мікоценології.— Укр. ботан. журн., 1976, **33**, № 1, с. 12—20.

*Дудка И. А., Смицкая Л. В., Смык Т. А., Мережко Т. А.* Роль микромицетов в биогеоценозах заповедных степей УССР.— В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах: Тез. докл. симпоз. Л.: Наука, 1977, с. 50.

*Дудченко В. Г., Уляшова Р. М., Иванкевич Н. П.* Видовой состав микрофлоры в севообороте и бессменных посевах основных сельскохозяйственных культур.— Там же, 1973, **35**, № 5, с. 560—564.

*Евлахова А. А.* Энтомопатогенные грибы.— М.: Наука, 1974 — 260 с.

*Евлахова А. А., Швецова О. И.* Значение болезней совки-гамма для прогноза.— Защита растений от вредителей и болезней, 1967, № 7, с. 43—44.

*Егорова Л. Н.* Микофлора лесных луговых почв Сахалина.— Микология и фитопатология, 1971, **5**, № 3, с. 225—229.

*Егорова Л. Н., Жуковская С. А.* Исследование микофлоры садовых почв в Приморском крае.— В кн.: Споровые растения Советского Дальнего Востока. Владивосток : Изд-во АН СССР, 1974, т. 22, с. 101—112 (Тр. Биолого-почв. ин-та, н. с.).

*Егорова Л. Н., Свищ Л. Г.* Микофлора ризосферы и корней семечковых плодовых культур в условиях Приморского края.— Микология и фитопатология, 1975, **9**, N 4, с. 283—288.

*Елкина О. Г.* Динамика микробиологических процессов в почве рисовых полей.— Микробиология, 1938, **7**, N 4, с. 485—497.

*Ефремов А. Л., Асеева И. В.* Влияние экологических факторов на численность и биомассу грибов и бактерий в черных почвах.— В кн.: Структура и функция микробных сообществ почв с различной антропологической нагрузкой. Киев : Наук. думка, 1982, с. 49—52.

*Жданова Н. М.* Поширення темнозабарвлених гіфоміцетів у ризосфері кукурудзи в областях Степу та Лісостепу УРСР.— Мікробіол. журн., 1963, **25**, № 4, с. 28—34.

*Жданова Н.Н. Мележик А. В., Василевская А. И., Походенко В. Д.* Процессы образования и гибели фотоиндуцированных парамагнитных центров в меланинсодержащих грибах.— Изв. АН СССР. Сер. Биология, 1978, № 4, с. 576—581.

*Жданова Н. Н., Василевская А. И., Антоненко А. Л., Удовенко В. Ф.* Устойчивость некоторых меланинсодержащих гифальных грибов к искусственному солнечному свету.— Микробиол. журн., 1981, **43**, № 2, с. 178—182.

*Жданова Н. Н., Василевская А. И.* Экстремальная экология грибов в природе и эксперименте.— Киев : Наук. думка, 1982.— 256 с.

*Жданова Н. Н., Костюк М. Д., Северинова А. Е.* Дыхание некоторых темноокрашенных гифомицетов в условиях продолжительного голодания.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1982, № 6, с. 912—922.

*Жданова Н. Н., Люличев А. Н., Василевская А. И., Антоненко А. Л.* Выживаемость некоторых видов темноокрашенных грибов под влиянием искусственного солнечного излучения.— Косм. исслед. на Украине, 1978, вып. 12, с. 20—24.

*Жданова Н. Н., Походенко В. Д.* Спектры ЭПР и радиоустойчивость некоторых видов сем. Dematiaceae.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1970, № 1, с. 83—86.

*Жестяников В. Д.* Восстановление и радиорезистентность клетки.— Л.: Наука, 1968.— 351 с.

*Жуковская С. А.* К микофлоре почв Приморья.— В кн.: Споровые растения Советского Дальнего Востока. Владивосток : Сиб. отд-ние АН СССР, 1974, с. 128—131 (Тр. Биолого-почв. ин-та Н. С. ; Т. 22).

*Заварзин Г. А., Бонч-Осмоловская Е. А.* Синтрофные взаимодействия в сообществах микроорганизмов.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1981, № 2, с. 165—173.

*Захарченко В. А.* Микроскопические грибы почв УССР, развивающиеся при повышенной температуре : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1970.— 24 с.

*Захарченко В. А.* Микофлора песков УССР.— В кн.: Реф. н.-и. работ Ин-та микробиологии и вирусологии АН УССР (1973). Киев : Наук. думка, 1975, с. 22—23.

*Захарченко В. А.* Микромицеты в песках Украины.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 22—23.

*Захарченко В. А.* Грибная флора песков УССР.— В кн.: Тр. IV съезда микробиологов Украины. (Киев, май 1975 г.). Киев : Наук. думка, 1975, с. 77—78.

*Захарченко В. А., Билай Т. И.* Встречаемость термофильных и термотолерантных грибов в песках УССР.— В кн.: VII съезд Укр. ботан. о-ва (Ялта, апр. 1982 г.) : Тез. докл. Киев : Наук. думка, 1982, с. 357.

*Захарченко В. О., Жернова І. І.* Виділення термофільних та термотолерантних грибів з грунтів УРСР.— Мікробіол. журн., 1971, 33, № 6, с. 705—706.

*Запрометова К. М.* Пигменты темноокрашенных микромицетов в связи с экологией этих грибов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971.— 27 с.

*Запрометова К. М., Зенова Г. М.* К характеристике микофлоры лесных подстилок и почв — В кн.: Закономерности развития почвенных микроорганизмов. Л. : ЗИН АН СССР, Центр. музей почвовед, 1976, с. 231—241.

*Затямина В. В., Черненко В. Ю.* Энтомофауна агробиоценозов.— Защита растений, 1981, № 7, с. 20—21.

*Звягинцев Д. Г.* Программа и методы биогеоценологических исследований.— М. : Наука, 1966.— 90 с.

*Звягинцев Д. Г.* Взаимодействие микроорганизмов с твердыми поверхностями.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1973.— 121 с.

*Золотарев А. И.* Возбудители выпревания озимых.— Защита растений, 1976, № 4, с. 23.

*Зонн С. В.* Почвы как компонент лесного биогеоценоза.— В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М. : Изд-во АН СССР, 1964, с. 372—454.

*Иванова Е. Н., Розов Н. Н.* Опыт систематики почв степной зоны СССР. (Сообщ. 2).— Почвоведение, 1959, № 1, с. 16—18.

*Имшенецкий А. А.* Микробиологические процессы при высоких температурах.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1944.— 150 с.

*Исмаилова Л. И., Гафурова В. Л.* Экологические и биологические особенности грибов, выделенных из сосущих насекомых.— Микология и фитопатология, 1981, **15**, № 5, с. 389—394.

*Иутинская Г. Г.* Микробиологические процессы в почве под озимой пшеницей на юге УССР в условиях орошения : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1973.— 21 с.

*Каламээс К. А.* Положение грибных группировок в структуре экосистемы.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах» : Тез. докл. Л. : Наука, 1977, с. 6—7.

*Калиниченко В. А.* Биология и гистология паразитизма Fomitopsis annosa (Fr.) Karst. и некоторые обоснования биологических средств борьбы с корневой губкой : Автореф. дис. ... канд.— Харьков, 1973.— 24 с.

*Кальвиш Т. К.* Микозы сибирского шелкопряда (Dendrolimus sibiricus) и сравнительная оценка вирулентности их возбудителей.— Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока, 1970, вып. 15, с. 191—194.

*Кальвиш Т. К.* Возбудители микозов некоторых полезных и вредных насекомых Сибири.— Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол., 1970, **15**, № 3, с. 93—98.

*Кальвиш Т. К.* Энтомопатогенные грибы вредных насекомых Сибири и Казахстана.— В кн.: Итоги исследований живой природы Сибири. Новосибирск : Наука, 1973, с. 254—263.

*Кальвиш Т. К.* Энтомофильные грибы вредителей защитных лесных полос Кулундинской степи.— Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол., 1976, **10**, вып. 3, с. 85—89.

*Кальвиш Т. К.* Влияние почвенного фунгистазиса на мускардионовые грибы.— Там же, 1980, **15**, вып. 3, с. 8—16.

*Кальвиш Т. К., Живерикин В. Н.* Влияние грибной и вирусной инфекции на популяции рыжего соснового пилильщика в очаге его массового размножения.— Там же, 1974, **15**, вып. 3, с. 66—70.

*Камышко О. П.* Почвенные грибы Ленинградской области : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Л., 1953.— 22 с.

*Камышко О. П.* Новые виды и роды грибов из почв Ленинградской области.— Ботан. материалы отд. споровых растений, 1961, **14**, с. 221—227.

*Камышко О. П.* Обзор работ по микофлоре почв СССР.— Ботан. журн., 1962, **47**, № 10, с. 1493—1498.

*Камышко О. П.* Микофлора почвы Гиджуванского района Бухарской области.— Микология и фитопатология, 1968, **2**, № 5, с. 367—378.

*Камышко О. П.* Микофлора почвы и антагонистическая активность составляющих ее видов : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Л., 1972.— 32 с.

*Камышко О. П., Тупеневич С. М., Чумаков А. Е., Шекунова Е. Г.* Микрофлора в экспериментальном севообороте и ее антагонистическая активность к почвенным патогенам.— Микология и фитопатология, 1976, **10**, № 1, с. 32—36.

*Канивец И. И.* Роль микрофлоры и корневых систем плодовых пород и виноградной лозы в повышении доступности элементов питания в почве.— Изв. Молд. фил. АН СССР, 1951, № 1, с. 131—180.

*Канивец И. И., Васильева Т. А.* Микрофлора и питательный режим почв под плодовыми деревьями.— Там же, 1957, № 5, с. 79—96.

*Канивец И. И., Милько А. А.* Микофлора почв яблоневых насаждений.— В кн.: Почвенные условия и эффективность удобрений. Кишинев : Картя Молдовеняскэ, 1963, вып. 1, с. 67—74.

*Карабаев М. К., Петров В. Е.* Субстратная функция света в жизнедеятельности клеток некоторых пигментированных гетеротрофных микроорганизмов.— Науч. тр. Казах. с.-х. ин-та, 1978, **21**, № 5, с. 104—112.

*Караждова Л. В., Беляева Н. Я.* Патогены, вызывающие пустоколосость и щуплость зерна у пшеницы.— Сел. хоз-во Молдавии, 1976, **7**, с. 31—32.

*Каримбаева Л. Я., Сизова Т. П.* Биоценотические отношения в ризосфере древесных пород.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах» : Тез. докл. симпоз. Л. : Наука, 1977, с. 59.

*Каримбаева Л. Я., Сизова Т. П.* О микофлоре ризосферы некоторых древесных пород.— Вестн. МГУ. Сер. Биол. Почвовед., 1976, № 5, с. 24—29.

*Каутская Л. Б.* Некоторые микробиологические показатели чернозема мощного слабощелочного при длительном применении удобрений.— В кн.: Микроорганизмы как компонент биогеоценоза : Материалы Всесоюз. симпоз. Алма-Ата : Наука, 1982, с. 115—116.

*Кашйап И., Левкина Л. М.* Взаимоотношения намеченных и сапрофитных грибов листьев томатов.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л. : Наука, 1977, с. 61.

*Кириленко Т. С.* Грибы порядку Mucorales в ризосфері ячменю та вівса в районах Полісся УРСР.— Мікробіол. журн., 1965а, **27**, № 5, с. 16—23.

*Кириленко Т. С.* Гриби роду Aspergillus в ризосфері ячменю та вівса в районах Полісся УРСР.— Там же, 1965б, **27**, № 4, с. 22—27.

*Кириленко Т. С.* Види роду Fusarium в ризосфері ячменю та вівса в районах Полісся УРСР.— Там же, 1965в, **27**, № 2, с. 23—29.

*Кириленко Т. С.* Вплив грибів порядку Mucorales на ріст проростків ячменю та вівса.— Там же, 1966, **28**, № 3, с. 48—54.

*Кириленко Т. С.* Pidoplitchkoviella terricola Kiril.— новий асковий гриб.— Там же, 1975, **37**, № 5, с. 603—605.

*Кириленко Т. С.* Нові види темнозабарвлених гіфоміцетів.— Там же, 1967, **29**, № 3, с. 195—201.

*Кириленко Т. С.* Види грибів на корінні ячменю та вівса.— Там же, 1968, **30**, № 3, с. 204—210.

*Кириленко Т. С.* Новый род и вид светлоокрашенного гифомицета.— Новости систематики низших растений, 1970, **7**, с. 235—238.

*Кириленко Т. С.* Виды грибов сем. Dematiaceae в ризосфере ячменя и овса в Украинской ССР.— Микология и фитопатология, 1971, **5**, № 1, с. 9—15.

*Кириленко Т. С.* К изучению грибной флоры некоторых обрабатываемых и необрабатываемых почв.— В кн.: Материалы IV Закавказ. совещ. по споровым растениям (Ереван, окт. 1972). Ереван : Изд-во Ереван. ун-та, 1972, с. 182—185.

*Кириленко Т. С.* До систематики роду Gonitrichum.— Мікробіол. журн., 1972, **34**, № 6, с. 712—717.

*Кириленко Т. С.* Выделение грибов из почвы.— В кн.: Методы экспериментальной микологии. Киев : Наук. думка, 1973, с. 175—195.

*Кириленко Т. С.* Влияние грибов, изолированных из ризосферы ячменя и овса на рост проростков этих растений.— Микология и фитопатология, 1973, **7**, № 1, с. 3—7.

*Кириленко Т. С.* Порівняння родів Acremoniella Sacc., Chlamydomyces Bainier і Dissoacremoniella Kiril.— Мікробіол. журн., 1974, **36**, № 2, с. 153—159.

*Кириленко Т. С.* Определитель почвенных сумчатых грибов.— Киев : Наук. думка, 1975.— 263 с.

*Кириленко Т. С.* Новий метод виділення спор грибів для одержання чистих культур.— Мікробіол. журн., 1977а, 39, № 2, с. 233—235.

*Кириленко Т. С.* Атлас родов почвенных грибов.— Киев : Наук. думка, 1977б.— 127 с.

*Кириленко Т. С.* Грибная флора почв УССР.— Микробиол. журн., 1978, **40**, № 2, с. 214—223.

*Кириленко Т. С., Аль-Ахмед М. А.* Ochroconis tshawyschae (Doty et Slater) Kiril. et All Ahmed.— Там же, 1977, **39**, № 3, с. 303—306.

*Кириленко Т. С., Артышкова Л. В.* Особенности грибной флоры окультуренных и неокультуренных почв Украины.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 12—14.

*Кириленко Т. С., Московець В. С.* Дослідження грибної флори ризосфери основних польових культур.— Мікробіол. журн., 1969, **31**, № 2, с. 163—173.
*Кириленко Т. С.* Рис в СССР.— М. : Знание, 1962.— 34 с.
*Кисель В. Д., Полупан Н. І., Другова О. П.* Глибокопрофільне дослідження вологості в північному степу України.— Вісн. с.-г. науки, 1974, № 3, с. 16—20.
*Кишко Я. Г.* Изучение микофлоры приземных и высоких слоев атмосферы : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Львов, 1959.— 21 с.
*Клевенская М. Л.* Микрофлора Южных черноземов Кулундинской степи : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1961.— 21 с.
*Ключко З. Ф.* Совки.— К. : Наук. думка, 1978.— 260 с.— (Фауна України; Т. 6. Вип. 16).
*Ключко З. Ф., Коваль Э. З.* Массовое размножение и динамика численности совки С-черное на Украине в 1978.— В кн.: Новейшие достижения сельскохозяйственной энтомологии : Материалы 8-го съезда Всесоюз. энтомол. о-ва, Вильнюс, 9—13 окт. 1979 г. Вильнюс, 1981, с. 93—95.
*Ключко З. Ф., Коваль Э. З.* Колебания численности некоторых массовых видов совок (отр. Lepidoptera, Noctuidae) под влиянием энтомопатогенных грибов на Украине.— Энтомол. обозрение, 1981, **60**, № 4, с. 754—760.
*Клюшник П. И.* Корневая губка и меры борьбы с ней.— М. : Гослесбумиздат, 1962.— 60 с.
*Ковалева С. Е.* Видовой состав микроскопических грибов, обнаруженных на опытных участках в процессе их окультуривания.— Новости систематики низших растений, 1974, **11**, с. 195—202.
*Коваль Э. З.* Микофлора заповедника Кедровая Падь.— Владивосток, 1962, с. 37—38 (Комаров. чтения; Вып 10).
*Коваль Э. З.* Определитель энтомофильных грибов СССР.— Киев : Наук. думка, 1974.— 260 с.
*Коваль Е. З., Савченко Е. М.* Нові для України ентомофільні гриби на комарах-довгоногах і лімоніїдах.— Доп. АН УРСР, 1965, № 12, с. 1645—1648.
*Коваль Э. З., Андреева Р. В.* К изучению патогенной микофлоры слепней (Diptera, Tabanidae) на Украине.— Там же, 1971, № 11, с. 1042—1044.
*Коваль Э. З., Редчиц Т. И., Элланская И. А.* Особенности почвенной микофлоры различных ассоциаций степных заповедников УССР.— В кн.: Изучение грибов в биоценозах. Л. : Наука, 1977, с. 62—64.
*Коваль Е. З., Савченко Е. М.* Цікаві гіфальні гриби на комарах-довгоногах з УРСР.— Докл. АН УРСР, 1967, № 9, с. 842—844.
*Коваль Э. З., Харкевич Е. С.* Деструкция хитина энтомофильными грибами в различных агробиоценозах.— В кн.: Структура и функции микробных сообществ с различной антропогенной нагрузкой. Киев : Наук. думка, 1982, с. 123.
*Кожанчиков И. В.* К физиологии и биологическому значению куколки в цикле развития метаморфных насекомых.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1946, № 2/3, с. 171—182.
*Кондря Р. С.* Применение энтобактерина-3 и боверина в борьбе с вредителями сада.— Тр. Молд. НИИ садоводства, виноградарства и виноделия, 1966, т. 13. Энтомология, с. 117—122.
*Кононова М.* К вопросу о микробиологических процессах в почвах рисовых полей.— Тр. Ак-Ковак. опыт. оросит. станции, 1972, 5, с. 19.
*Конопленко Л. А.* Почвенные микромицеты зоны влияния Каракумского канала : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1982.— 23 с.
*Конопленко Л. А., Овезова А. И., Кульмамедова Л. Х., Гребнева И. Ю.* О составе микромицетов ризосферы пустынных растений — В кн.: Материалы V конф. по низ. растениям Закавказья. Баку : Элм, 1979, с. 70—71.
*Корбонская Я. И.* Микро- и макромицеты Зеравшано-туркестанского ботанико-географического района Таджикистана.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л. : Наука, 1977, с. 64.
*Кошкелова Е. Н., Безухова З. П.* Основные особенности паразитных микромицетов растительных сообществ равнинной части Юго-Западной Туркмении.— Там же, с. 66.
*Красилов В. А.* Популяции, вид, дем и демогенез.— Журн. общ. биологии, 1976, **37**, № 4, с. 506—516.

*Красильников Н. А.* Очаговое распространение микроорганизмов в почве.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1936, **1**, с. 193—213.

*Красильников Н. А.* О значении почвенных микроорганизмов в питании растений.— Микробиология, 1957, **26**, № 6, с. 659—672.

*Красильников Н. А.* Микроорганизмы почвы и высшие растения.— М.: Наука, 1958.— 463 с.

*Красильников Н. А., Крисс А. Е., Литвинов М. А.* Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений.— Микробиология, 1936, **5**, № 1, с. 87—98.

*Крейтлоу X. Э.* Многочисленные болезни злаковых : Болезни растений.— М.: Изд-во иностр. лит., 1956.— 203 с.

*Кривенцов Р. И., Опанасюк Т. И.* Действие смесей энобактерина и боверина на некоторых чешуекрылых вредителей сада.— В кн.: Биологические методы защиты плодовых и овощных культур от вредителей, болезней, сорняков как основы интегрированных систем : Тез. докл. Кишинев, Картя Молдовянескэ, 1971, с. 163—164.

*Кришталь О. П.* Аналіз ентомофауни грунтів долини Дніпра.— Наук. зап. Київ. ун-ту, 1936, 2, № 2, с. 283—315.

*Кузнецова Т. Т.* О непаразитарной микофлоре некоторых растений : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Новосибирск, 1970.— 24 с.

*Куклина-Хрущева Е. П.* Значение микоризы в формировании урожая пшеницы.— Сов. агрономия, 1952, **10**, с. 21—25.

*Кулик С. А.* Причины гибели проростков и всходов пшеницы и разработка мер борьбы с ними.— Изв. Иркут. с.-х. ин-та, 1955, вып. 6, с. 55—70.

*Курсанов Л. И., Шкляр Т. Н.* Сравнительное изучение микофлоры московских и батумских почв. Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд.-ние биол., 1938, **47**, № 3, с. 223—231.

*Ладейщикова Е. И.* Физиологические основы устойчивости сосны против корневой губки.— В кн.: Борьба с корневой губкой в лесах Черниговской области. Киев : Урожай, 1966, с. 22—27.

*Ладейщикова О. І., Пішоха Н. П.* Зміна кількісного і якісного складу мікрофлори в грунті та підстилці в умовах ураження сосняків кореневою губкою.— В кн.: Тези доп. 5 з'їзду Укр. ботан. т-ва (Ужгород, жовт. 1972). Ужгород, 1972, с. 94—95.

*Лакин Г. Ф.* Биометрия.— М. : Высш. шк., 1973.— 343 с.

*Ланько Л. И.* Общая физико-географическая характеристика степной зоны Украинской ССР.— В кн.: Физико-географическое районирование УССР. Киев : Изд-во АН УССР, 1948, с. 19—21.

*Лаппа Н. В.* Прогноз размножения златогузки на основе исследования болезней зимующих гусениц и их жизнеспособности.— Вопр. экологии, 1968, 8, с. 75—76.

*Ластинг В.* Некоторые данные о распространении микроскопических грибов в почвах Эстонии.— Ботан. исслед. Тарту, 1962, **11**, с. 12—14.

*Литвинов М. А.* Программно-методические записки по биокомплексному изучению степей и пустынь Центрального Казахстана.— М. : Изд-во АН СССР, 1960.— 60 с.

*Линдеман И. В.* Свекловичный долгоносик и мюскардина.— Тр. Мирон. селекц. станции, 1927, с. 16—21.

*Лисина-Кулик Е. С.* Особенности микофлоры почв разных типов в ЛатвССР.— Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1968, № 5, с. 145—148.

*Литвинов М. А.* О путях формирования и расселения почвенной микроскопической флоры грибов на такырах.— Тр. БИН АН СССР. Сер. 2, 1954, № 9, с. 401—410.

*Литвинов М. А.* Биоценозы почвенных микроскопических грибов на такырах.— В кн.: Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М. : Наука, 1956, с. 98—121.

*Литвинов М. А.* К изучению почвенных микромицетов Центрального Казахстана.— Ботан. материалы отд. споровых растений, 1961, вып. 14, с. 232—241.

*Литвинов М. А.* Определитель микроскопических почвенных грибов.— Л.: Наука, 1967.— 304 с.

*Литвинов М. А.* К проблеме специфичности флоры ризосферных и прикор-

невых почвенных микроскопических грибов, населяющих корневую сферу растений.— Микология и фитопатология, 1967, 1, № 3, с. 201—214.

*Литвинов М. А.* Микроскопические грибы корневой сферы растений, произрастающих в сухих степях Центрального Казахстана.— Новости систематики низших растений, 1968, вып. 21, с. 131—140.

*Литвинов М. А.* Методы изучения почвенных микроскопических грибов.— Л.: Наука, 1969.— 120 с.

*Литвинов М. А.* Структурные и функциональные особенности сообщества почвенных микроскопических грибов в ризосфере растений.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука, 1977, с. 7—10.

*Литвинов М. А., Смирнова Н. В.* Микофлора песчаных пустынных почв ассоциации злаково-белосаксаульников в Репетекском заповеднике.— Микология и фитопатология, 1975, 9, № 5, с. 377—380.

*Литвинов М. А., Смирнова Н. В.* Микофлора пустынных почв под черными саксаульниками в Репетекском заповеднике в Восточных Каракумах.— Новости систематики низших растений, 1976, вып. 13, с. 86—91.

*Литвинов М. А., Смирнова Н. В.* Почвенные микроскопические грибы в корневой зоне растений Репетекского заповедника в восточных Каракумах.— Там же, 1975, вып. 12, с. 199—203.

*Литвинов М. А., Смирнова Н. В.* Сообщества почвенных микроскопических грибов на опытных площадках с искусственным опадом Черного саксаула (Haloxylon aphyllum Iljin) в Юго-Восточных Каракумах.— Там же, 1976, вып. 13, с. 81—85.

*Литвинов М. А., Щербина Т С.* К вопросу о значении микроскопических паразитных грибов в различных фитоценозах сухих степей Казахстана.— Ботан. журн., 1958, 43, № 11, с 28.

*Литовченко Е. Т.* Микрофлора почв яблоневого сада в условиях Крыма.— Садоводство, 1965, вып. 3, с. 114—126.

*Логинова Л. Г., Головачева Р. С., Егорова Л. А.* Жизнь микроорганизмов при высоких температурах.— М.: Наука, 1966.— 240 с.

*Лугаускас А. Ю.* Микромицеты ризосферы кормовых растений и их антагонистические свойства.. : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Вильнюс, 1962.— 17 с.

*Лугаускас А. Ю., Скуодите З. Ч.* Изучение микофлоры корней и прикорневой зоны клевера, возделываемого на дерново-карбонатных суглинистых почвах Литовской ССР.— В кн.: Материалы I конф. по споровым растениям Украины (Киев, август 1971) Киев : Наук. думка, 1971, с. 186—188.

*Лугаускас А. Ю., Шляужене Д. Ю.* Почвенные грибы в севообороте с кормовыми травами.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 44—47.

*Лугаускас А. Ю., Шляужене Д. Ю.* Микроскопические грибы в агроценозах с кормовыми травами.— Там же, с. 74.

*Лысенко С. В.* Микробиология верхних слоев атмосферы.— Микробиология, 1979, 48, № 6, с. 1066—1074.

*Лях С. П., Рубан Е. Л.* Фотопротекторное действие пигмента Nadsoniella nigra.— Там же, 1968, 37, № 5, с. 862—864.

*Лях С. П.* Микробный меланиногенез и его функция.— М.: Наука, 1981.— 274 с.

*Мак-Нью.* Влияние плодородия почвы на развитие болезней.— В кн.: Болезни растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1956, с. 13—15.

*Малама А. А.* Некоторые экологические аспекты грибного меланиногенеза.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука, 1977, с. 77.

*Манька К., Ковальски С., Пиезбурски А., Бурко-Кленова Л.* Связь между грибами лесной, почвенной среды и развитие корневой губки.— В кн.: Материалы Междунар. конф. по вопр. борьбы с болезнями корней лесн. древес. пород, вызываемых Armillaria mellea и Fomes annosus. (Познань, сент. 1971). Познань, 1971, с. 1—11.

*Мартиросян И. А.* Лигнофильные аскомицеты дубовых формаций Армянской ССР.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука, 1977, с. 80.

*Марфенина О. Е., Мирчинк Т. Г.* Состав темноокрашенных грибов лесной подстилки и количество образуемого ими пигмента.— Вестн. Моск. ун-та. Биология, 1973в, **5**, с. 86—89.

*Марфенина О. Е., Мирчинк Т. Г.* Влияние длительного применения минеральных удобрений на микрофлору дерново-подзолистых почв.— Микология и фитопатология, 1975, **9**, № 1, с. 62—66.

*Марценюк Л. М., Мазилкин И. А.* Распространение грибов в почвах Восточной Сибири.— Там же, 1972, **6**, № 5, с. 448—450.

*Машковцев М. Ф.* Кормовые выделения рисовых проростков и их влияние на биодинамику почвы.— Тр. Центр. опыт. рис. станции НКЗ СССР, Краснодар, 1934, с. 32.

*Мележик А. В.* Туннельный перенос электронов между фотоиндуцированными парамагнитными центрами в меланиновом пигменте.— Биофизика, 1980, **25**, № 2, с. 242—245.

*Милько А. А.* Определитель мукоральных грибов.— Киев : Наук. думка, 1974.— 303 с.

*Милько А. А., Шкуренко В. А.* Новый вид из рода Mucor.— В кн.: Новости систематики низших растений. Л. : Наука, 1970, с. 139—141.

*Миненко А. К.* Изменение численности грибной флоры в подпахотном слое дерново-подзолистой почвы при ее окультуривании.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 57—59.

*Мирчинк Т. Г.* Распространение грибов в почвах Памира.— Науч. докл. высш. школы. Биол. н., 1963, № 1, с. 199—204.

*Мирчинк Т. Г.* Грибная флора почв Памира.— Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология и почвоведение, 1971, № 3, с. 73—79.

*Мирчинк Т. Г.* О методах учета количества и биомассы грибов в почвах.— В кн.: Вопросы численности и биомассы почвенных микроорганизмов. Л. : Наука, 1972, с.

*Мирчинк Т. Г.* Почвенная микология.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1976.— 206 с.

*Мирчинк Т. Г., Бондаревская Ф. Г.* Фитотоксины почвенных сапрофитных грибов.— В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1970, с. 312—323.

*Мирчинк Т. Г., Кашкина Г. Б., Абатуров Ю. Д.* Устойчивость темноокрашенных грибов Stemphylium botryosum и Cladosporium cladosporioides к $\gamma$-излучению.— Микробиология, 1973, **42**, № 5, с. 848—853.

*Мирчинк Т. Г., Копысская Ф. Г., Грешных К. П.* Влияние токсинов почвенных грибов на содержание азота и аминокислот в растении.— Там же, 1962, **31**, № 4, с. 669—676.

*Мирчинк Т. Г., Марфенина О. Е.* Почвенный фунгистазис.— Науч. докл. высш. шк., Биол. науки, 1975, № 6, с. 16—18.

*Мирчинк Т. Г., Озерская С. М., Марфенина О. Е.* Выявление комплексов микроскопических почвенных грибов по их структуре.— Биол. науки, 1982, № 11, с. 61—66.

*Мирчинк Т. Г., Степанова Л. Н., Марфенина О. Е., Озерская С. М.* Характеристика комплексов грибов-микромицетов некоторых почвенных типов Советского Союза.— Вестн. Моск. ун-та, Сер. Почвоведение, 1981, № 1, с. 35—40.

*Митрофанова Н. С.* Изменение микрофлоры почв степей под влиянием лесопосадок.— Микробиология, 1953, **22**, № 3, с. 275—280.

*Михновская А. Д., Басова А. И.* Микофлора черноземов Лесостепи Украины.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1974, с. 33—34.

*Мишустин Е. М.* Термофильные микроорганизмы в природе и практике.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950.— 391 с.

*Мишустин Е. Н.* Изменение состава почвенной микрофлоры в результате длительного применения удобрений.— Микробиология, 1949, **18**, № 1, с. 29—37.

*Мишустин Е. Н., Востров И. С., Петров А. И.* Микробиологические основы повышения урожая риса.— Изв. АН СССР. Сер. Биология, 1970, № 2, с. 291—298.

*Мишустин Е. Н., Мирозоева В. А.* Соотношение основных групп микроорганизмов в почвах разных типов.— Почвоведение, 1953, **6**, с. 1—10.

*Мишустин Е. Н., Пушкинская О. И.* Эколого-географические закономерности в распространении почвенных микроскопических грибов.— Изв. АН СССР. Сер. Биология, 1960, № 5, с. 641—660.

*Мишустин Е. Н., Рунов Е. В.* Успехи разработки принципов микробиологического диагностирования состояния почвы.— Успехи соврем. биологии, 1957, **44**, вып. 2, с. 26—28.

*Мишустин Е. Н., Теплякова З Ф.* Сезонная динамика микробиологических процессов и ее агрономическое значение.— Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1959, 3, № 6, с. 3.

*Морочковский С Ф.* Матеріали до мікофлори заповідника «Хомутовський степ».— Укр. ботан. журн., 1956, **13**, № 3, с. 43—46.

*Морщацкий А. А.* Корневые гнили озимой пшеницы в Центральной степи УССР и обоснование мероприятий по борьбе с ними : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1968.— 23 с.

*Московець В. С.* Грибна флора ризосфери люцерни на півдні УРСР. I. Особливості грибної флори ризосфери люцерни в залежності від різних факторів зовнішнього середовища.— Мікробіол. журн., 1957а, **19**, № 2, с. 3—10.

*Московець В. С.* Грибна флора ризосфери люцерни на півдні України. III. Грибна флора коренів люцерни.— Там же, 1957б, **19**, № 4, с. 16—21.

*Московец В. С.* Грибная флора ризосферы люцерны на юге Украины : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1961.— 21 с.

*Московец В. С.* Почвенные микромицеты — стимуляторы и ингибиторы роста кукурузы.— В кн.: Экспериментальная микология. Киев : Наук. думка, 1968, с. 91—96.

*Московець В. С.* Грибна флора ризосфери люцерни на півдні УРСР. II. Кількісний та якісний склад грибної флори ризосфери люцерни.— Мікробіол. журн., 1975, **19**, № 3, с. 44—50.

*Московець В. С., Кириленко Т. С.* Дослідження грибної флори ризосфери основних польових культур УРСР — Там же, 1969, **31**, № 2, с. 163—173.

*Московец В. С., Цубина З. В.* Распространение грибов рода Aspergillus в исследованных почвах Украины.— В кн.: Метаболиты почвенных микромицетов. Киев : Наук. думка, 1971а, с. 172—183.

*Московец В. С., Цубина З. В.* Грибная флора засоленных почв на юге Украины.— Там же, с. 190—202.

*Московец В. С., Шевчук И. С.* Микологическая характеристика засоленных почв Степи УССР.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 20—21.

*Мосолова С. Н* Микромицеты деревьев и кустарников в растительных сообществах северного склона Киргизского хребта.— В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах. Л. : Наука, 1977, с. 88.

*Мусич Е. Г.* Целлюлозоразрушающие грибы в разных типах почв УССР : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1975.— 22 с.

*Мусич О. Г.* Видовий склад целлюлозоруйнівних грибів у фітоценозах Українського державного степового заповідника.— Укр. ботан. журн., 1977, **34**, № 3, с. 273—275.

*Мятликова Е. А., Боярская М. Н., Владимирова Е. В., Андреюк Е. И.* Микофлора и напряженность микробиологических процессов трансформации азота и углерода в почве заповедника «Хомутовская степь».— В кн.: Биологическая диагностика почв. М : Наука, 1976, с. 168—169.

*Надкерничный С. П.* Фитотоксические свойства и видовой состав микроскопических грибов в черноземе мощном малогумусном при выращивании озимой пшеницы в севообороте и монокультуре.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 72—73.

*Нанагюлян С. Г.* Материалы к изучению афиллофоровых грибов заповедников Армянской ССР.— В кн : Материалы V конф. по низ. растениям Закавказья (Баку, сент. 1979 г.). Баку : Элм, 1979, с. 80.

*Наплекова Н. Н.* Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири.— Новосибирск : Наука, 1974 — 149 с.

*Наплекова Н. Н.* Целлюлозоразрушающие микроорганизмы — В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск : Наука, 1974, с. 249—258.

*Наплекова Н. Н., Сергеева К. С.* Виды Chaetomium в почвах Западной Сибири.— Водоросли и грибы Западной Сибири, 1965, **10**, № 2, с. 113—119.

*Наумов Н. А.* Определитель мукоровых.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1935.— 138 с.

*Наумов Н А.* Анализ семян на грибную и бактериальную инфекцию.— М. ; Л. : Сельхозгиз, 1937.— 137 с.

*Наумов Н. А.* Флора грибов Ленинградской области.— М. ; Л : Изд-во АН СССР, 1954.— 182 с.

*Негруцкий С. Ф.* Биологические меры защиты насаждений.— В кн.: Корневая губка. Харьков : Прапор, 1974, с. 50—54.

*Непомилуев В. Ф., Бенидовская С. Т.* Микроскопические грибы серых лесных почв.— Изв. Тимиряз. с.-х. акад., 1971, **2**, с. 114—124.

*Носова Л. М., Мальцева Н. Б.* Структура биогеоценозов и ее преобразование.— Вестн. АН СССР, 1973, № 11, с. 96—98.

*Одум Е.* Основы экологии.— М. : Мир, 1975.— 740 с.

*Овезова А. И., Оразов Х. Н.* Микромицеты прикорневой зоны пустынных растений Мешед-Мисрианской равнины.— В кн : Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л. : Наука, 1977, с. 90.

*Овезова А. И., Оразов Х. Н.* К изучению микофлоры пустынных почв Мешед-Мисрианской равнины.— Материалы V конф. по низ. растениям Закавказья. Баку: Элм, 1979, с. 81—82.

*Озерская С. М.* Структура комплексов почвенных грибов микромицетов двух лесных биогеоценозов зоны смешанных лесов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1980.— 23 с.

*Озерская С. М., Запрометова К. М., Мирчинк Т. Г.* Состав комплексов микромицетов в подстилках и почвах лесных биогеоценозов.— В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах. Л. : Наука, 1971, с. 36—37.

*Озерская С. М., Запрометова Т. Т., Мирчинк Т. Г.* Состав комплексов микромицетов в подстилках и почвах лесных биогеоценозов.— В кн. : Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах».— Л. : Наука, 1977, с. 36—37.

*Озерская С. М., Мирчинк Т. Г.* Смена видов грибов-микромицетов по мере разложения березового опада.— Микология и фитопатология, 1981, **15**, № 2, с. 97—101.

*Озерская С. М., Мирчинк Т. Г., Запрометова К. М.* Структура комплексов грибов-микромицетов подстилок почв двух лесных биогеоценозов.— Биол. науки, 1981, № 1, с. 99—103.

*Оразов Х. Н., Овезова А. И.* Антагонистические свойства грибов из рода Fusarium, выделенных из пустынных почв и корневой зоны дикорастущих растений.— В кн : Материалы V конф. по низшим растениям Закавказья (Баку, сент., 1979). Баку : Элм, 1979, с. 84.

*Оразов Х. Н.* Микофлора некоторых почв Туркменской ССР и антагонистические взаимоотношения ее представителей.— Ашхабад : Ылым, 1976.— 210 с.

*Ордин А. П.* Микофлора ризосферы и корней культурных растений.— Микробиология, 1961, **30**, № 4, с. 679—683.

*Осипау У Г.* Выкарастанiе мiкраарганизму у барацьбе са шкодниками капусты — Весцi АН БССР. Сер. с.-г. навук, 1968, № 2, с. 59—62.

*Павленко В. Ф.* Итоги микоценотических исследований почв в агрофитоценозах с плодовыми культурами.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л. : Наука, 1977, с. 94.

*Павленко В. Ф., Элланская И. А.* Распространение грибов рода Fusarium в почвах плодовых насаждений Украины.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 38—40.

*Пантюхина Е. Л., Кондратьева Е. В., Воропаева О. Г.* Радиоустойчивость некоторых эпифитных микроорганизмов винограда и граната.— Узб. биол. журн., 1964, № 4, с. 10—13.

*Папушой И. С., Гринберг Ш. М., Промтанова Ж. Г. и др.* Видовой состав грибов при корневых гнилях озимой пшеницы в фазе кущения.— Микология и фитопатология, 1976, **10**, № 5, с. 365—367.

*Папушой И. С., Коган Э. Д., Маржина Л. А., Хрипунова Э. Ф.* Специфика грибной флоры в некоторых агробиоценозах Молдавии.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л. : Наука, 1977, с. 102.

*Пачосский И. X.* Наблюдения над целинным покровом в Аскании-Нова в 1923 г.— Вісті Держ. степ. заповідника «Чаплі», 1926, с. 3.
*Пек'анторос Л. Г.* Рисосеяние как способ мелиорации засоленных земель левобережной дельты Дуная и пойм придунайских озер и низовий малых рек.— Тр. ВНИИ риса, 1971, 1, с. 42.
*Петренко И. А.* Разрушение древесины сосны в почве.— Новосибирск: Наука, 1973.— 142 с.
*Пестинская Т. В.* О взаимоотношении грибов, обитающих в почве.— Ботан. журн., 1958, 43, № 9, с. 1270—1277.
*Пидопличко Н. М.* Грибная флора грубых кормов.— Киев : Изд-во АН УССР, 1953.— 486 с.
*Пидопличко Н. М.* Пенициллии : (Ключи для определения видов).— Киев: Наук думка, 1972.— 150 с.
*Пидопличко Н. М.* О некоторых ближайших задачах в изучении почвенной грибной флоры.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 3—4.
*Пидопличко Н. М., Коваль Э. З.* Пенициллии почв различных ассоциаций степных заповедников УССР.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биоценозах». Л. : Наука, 1977, с. 100—101.
*Пидопличко Н. М., Коваль Э. З., Редчиц Т. И., Пархоменко Л. И.* К изучению микофлоры почв степных заповедников юга УССР.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 17—18.
*Підопличко М. М., Московець В. С., Жданова Н. М.* Вплив деяких грибів з ризосфери кукурудзи на її проростки.— Мікробіол. журн., 1960, 22, № 3, с. 15—20.
*Підопличко М. М., Московець В. С., Жданова Н. М.* Поширення грибів з роду Penicillium в ризосфері кукурудзи в 10 областях Степу та Лісостепу УРСР.— Там же, 1962, 24, № 3, с. 42—49.
*Підопличко М. М., Московець В. С., Жданова Н. М.* Поширення грибів з роду Aspergillus в грунті ризосфери кукурудзи в 10 областях Степу та Лісостепу УРСР.— Там же, № 5, с. 3—8.
*Підопличко М. М., Московець В. С., Жданова Н. М.* Поширення грибів з роду Fusarium в ризосфері кукурудзи в 10 областях Степу та Лісостепу України.— Там же, № 6, с. 19—26.
*Підопличко М. М., Московець В. С., Жданова Н. М.* Вплив деяких грибів з ризосфери кукурудзи на її проростки.— Там же, 1963, 25, № 6, с. 38—43.
*Пидопличко Н. М., Московец В. С., Шевчук И. С.* Несовершенные грибы в засоленных почвах Степной зоны УССР.— В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ Института микробиологии и вирусологии им. Д. К. Заболотного АН УССР (1973). Киев : Наук. думка, 1975, с. 30—31.
*Плохинский Н. А.* Биометрия.— Новосибирск : Изд-во Сиб. отд-ния АН СССР, 1961.— 364 с.
*Пюльман Б., Пюльман А.* Квантовая биохимия.— М. : Мир, 1965, с. 401—403.
*Побегайло А. И., Ладейщикова Е. И., Белый Г. Д.* Физиологические особенности сосны в условиях поражения ее корневой губкой.— Лесоводство и агролесомелиорация, 1969, вып. 17, с. 88—95.
*Пономарчук В. И.* К прогнозу численности хлебной жужелицы (Zabrus tenebroides Goeze) в Закарпатской области.— В кн.: Растительный и животный мир Украины : Тез. докл. XX науч. конф. (Ужгород, сент. 1966). Ужгород, 1966, с. 48—50.
*Попов П. А.* Особенности почвы и создание устойчивых насаждений против корневой губки в лесах Черниговской области.— В кн.: Борьба с корневой губкой в лесах Черниговской области. Киев : Урожай, 1966, с. 11—21.
*Поспелов В. П.* Значение болезней как отрицательного фактора при размножении насекомых и перспективы микробиологического метода борьбы с вредителями.— В кн.: Луговой мотылек в 1929—1930 гг. Киев, 1932, кн. 2, с. 355—368.
*Підопличко М. М.* Мікофлора кореневої гнилі озимої пшениці в умовах Південного Сходу УРСР.— Мікробіол. журн., 1970, 2, № 2, с. 215—220.

*Пидопличко Н. М., Билай Т. И.* К вопросу о генезисе термофильных грибов в различных горизонтах почв разных типов растительных ассоциаций Юга Украины.— Там же, с. 178—179.

*Пидопличко Н. М., Борисова В. Н.* Об индукции пероксидазы у некоторых несовершенных грибов.— В кн.: Ферменты в медицинской, пищевой промышленности и сельском хозяйстве. Киев : Наук. думка, 1968, с. 169—172.

*Підоплічко М. М., Деняк В. Й.* Матеріали до вивчення роду Cladosporium Link. : Перше повідомлення.— Мікробіол. журн., 1938, 5, № 2, с. 179—194.

*Підоплічко М. М., Деняк В. Й.* Матеріали до вивчення роду Cladosporium Link. : Друге повідомлення.— Там же, 1941, 8, № 1, с. 171—193.

*Підоплічко М. М., Захарченко В. О.* Гриби з грунтів УРСР, що виділені при підвищеній температурі.— Там же, 1971, 33, № 3, с. 296—302.

*Пидопличко Н. М., Кириленко Т. С.* Влияние некоторых грибов порядка Acervulales на рост проростков ячменя и овса.— В кн.: Экспериментальная микология : (Материалы по изуч. почв. грибов и их биологически актив. вещества). Киев : Наук. думка, 1968, с. 83—90.

*Підоплічко М. М., Кириленко Т. С.* Види грибів роду Aspergillus у лісових грунтах України.— Мікробіол. журн., 1969, 31, № 5, с. 449—453.

*Підоплічко М. М., Кириленко Т. С., Захарченко В. О.* Нові види роду Thielavia Zopf. з української флори.— Там же, 1973, 35, № 6, с. 723—729.

*Придня М. В.* Сеть охраняемых природных территорий на Западном Кавказе и роль в ней Кавказского биосферного заповедника.— Экология, 1981, № 6, с. 15—22.

*Райкова-Войнова Ж.* Совещание по оризосеенето в Болгарии.— София : БАН, 1956.

*Рекомендации* по возделыванию риса в УССР.— Киев : Урожай, 1970.— 4 с.

*Ремжин Н.* Влияние брожения на увеличение сельскохозяйственной продукции.— Экономика Сов. Украины, 1973, № 4, с. 31.

*Репшене Д. К.* Видовой состав и сезонная динамика грибов в почвах севооборота.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 47—49.

*Рипачек В.* Биология дереворазрушающих грибов.— М. : Лесн. пром-сть, 1967.— 275 с.

*Розин С. Я.* Рис на Украине.— Киев : Сельхозгиз, 1950.— 92 с.

*Рослинність* УРСР : Степи, кам'янисті відслоєння, піски.— К. : Наук. думка, 1972.

*Рудаков О. Л.* Микофильные грибы, их биология и практическое применение.— М. : Наука, 1981.— 157 с.

*Рудаков О. Л.* Микофильные грибы в естественных ценозах и сельскохозяйственных угодьях.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л. : Наука, 1977, с. 105.

*Рыбальченко В. М., Гопкало Е. Л* Микозы личинок кровососущих комаров в условиях Киевского Полесья.— Микробиол. журн., 1980, 42, с. 446—450.

*Рычков Р. С.* Перспективы развития микробиологической промышленности.— Изв. АН СССР. Сер Биология, 1981, № 3, с. 325—337.

*Рябоза В. П.* Микромицеты основных растительных сообществ Центрально-Черноземного Заповедника им. В. В. Алехина.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л. : Наука, 1977, с. 133.

*Самойлова К. А.* Действие ультрафиолетовой радиации на клетку.— Л. : Наука, 1967.— 145 с.

*Самцевич С. А.* О сезонности и периодичности развития микроорганизмов в почве.— Микробиология, 1955, 24, № 5, с. 74—84.

*Селиванов И. А.* Микотрофия растений в лесной зоне.— В кн.: Микориза и другие формы консортивных взаимоотношений в природе.— Пермь : Перм. пед. ин-т, 1977, с. 23.

*Селиванов И. А.* Проблемы изучения микориз грибов.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л. : Наука, 1977, с. 15—18.

*Семенова В. И.* Ризосферная микрофлора риса на осваиваемых засоленных почвах Ферганы : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Ташкент, 1963.— 30 с.

*Сидорова И. И., Лернер Л. Е.* Роль биологически активных веществ микофильных грибов в их взаимодействии с грибами хозяевами и другими организ-

мами в биогеоценозах — В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука, 1977, с. 81.

*Сизова Т. П.* Некоторые закономерности распространения почвенных грибов.— Микология и фитопатология, 1977, **11**, № 5, с. 377—381.

*Сизова Т. П., Бабьева Е. Н.* Экологические и морфологические особенности почвенных микромицетов из разных природных зон.— Там же, 1981, **15**, № 3, с. 197—200.

*Сизова Т. П., Парийская А. Н.* Сезонные изменения соотношений секций Penicillium в почве.— Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд-ние биол., 1955, **58**, № 5, с. 95—100.

*Симонян С. А., Барселян А. М.* К познанию фитоценологической роли микромицетов в различных типах растительности Армении.— Микология и фитопатология, 1974, **8**, № 3, с. 15—22.

*Симонян С. А., Барселян А. М.* К познанию фитоценологической роли микромицетов различных типов растительности Армении.— Там же, 1974, **8**, № 4, с. 16—18.

*Симонян С. А., Барселян А. М.* Некоторые современные аспекты изучения консортивных взаимоотношений цветковых растений и микромицетов.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука, 1977, с. 18.

*Скворцова И. Н., Бабьева И. П., Звягинцев Д. Г.* Психрофильные микроорганизмы почв.— Биол. науки, 1973, № 11, с. 113—123.

*Скилягина Т. С.* Рост и развитие фитопатогенных грибов в почвенном профиле.— Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. Биол.-мед. наук, 1967, № 10, с. 16—18.

*Смирнова Н В.* Особенности развития микроскопических грибов тундровых и песчаных пустынных почв в экспериментальных условиях при низких температурах.— Микология и фитопатология, 1978, **12**, № 4, с. 347—348.

*Сміцька М. Ф., Смик Л. В., Дудка І. О., Мережко Т. О.* Консортивні зв'язки мікроскопічних грибів степових біоценозів в УРСР.— Укр. ботан. журн., 1976, **33**, № 3, с. 311—317.

*Солдатова И. М.* Напочвенные афиллофоральные грибы степной зоны Украины.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев: Наук. думка, 1975, с. 96—98.

*Сорокина А. В.* Аэробные микробиологические процессы в почве под посевами риса.— Микробиология, 1940, **9**, вып. 7/8, с. 645—653.

*Степанова О. А.* Смены грибов в ходе распада порубочных остатков.— В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах.— Л.: Наука, 1977, с. 21.

*Степанова Н. Т., Мухин В. А.* Основы экологии дереворазрушающих грибов.— М.: Наука, 1979, с. 1—97.

*Стржемская Я.* Образование микоризы у хлебных злаков.— Микробиология, 1951, **20**, № 2, с. 16—18.

*Стриганова Б. Р.* Функциональная характеристика сапрофильного комплекса беспозвоночных в наземных системах.— В кн.· Проблемы и методы биотической деструкции: Тез. докл. III шк. (Львов, окт., 1982). Львов, 1982, с. 12—13.

*Сукачев В. Н.* Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения.— В кн.: Программа и методика биоценологических исследований. М.: Наука, 1966, с. 14—20.

*Супрун Т. П., Саруханова Л. Е.* Изменение состава ведущих форм почвенных грибов в еловом и березовом лесах при взаимной смене пород.— Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол, 1965, **70**, № 5, с. 74—78.

*Сытник К. М., Книга Н. М., Мусатенко Л. И.* Физиология корня.— Киев: Наук. думка, 1972 — 345 с.

*Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли.— Л: Наука, 1978.— 280 с.

*Теленга Н. А.* Об эффекте совместного действия патогенных микроорганизмов и инсектицидов на насекомых.— Журн. общ. биологии, 1968, **29**, № 5, с. 501—514.

*Томилин Б. А.* Проблемы изучения грибов как компонентов биогеоценозов.— В кн.: Симпоз. «Изучение грибов в биогеоценозах». Л.: Наука, 1977, с. 3—5.

*Улановский М С.* Травяной покров сосняков в связи с поражением их корневой губкой.— Лесоводство и агролесомелиорация, 1975, № 40, с. 78—84.

***Указания*** по классификации и диагностике почв: Почвы степных обл.— М.: Гидрометиздат, 1967.— 40 с.

*Успенская Г. Д.* Учет микромицетов, развивающихся на деревьях, кустарниках и травянистых растениях в различных биогеоценозах.— В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах. Л. : Наука, 1977, с. 24.

*Фрайкин Г. Я., Верхотуров В Н., Рубин Л. Б.* Обнаружение фитохромной системы у дрожжей Candida guillermondii — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология и почвоведение, 1973, № 5, с. 54—57.

*Фрайкин Г. Я., Рубин Л. Б.* Практическое применение метода развития фотостимуляции и культивирования промышленных микроорганизмов.— Прикл. биохимия и микробиология, 1974, **10**, № 1, с. 5—10.

*Халабуда Т. В.* Микофлора почв окрестностей Киева : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1946.— 19 с.

*Халабуда Т. В.* Результаты исследований микофлоры почв.— Микробиология, 1948, **17**, № 4, с. 257—268.

*Халабуда Т. В.* Гриби, найбільш поширені в ризосфері озимої пшениці на півдні УРСР.— Мікробіол. журн., 1958, **20**, № 3, с. 10—17.

*Хасанов О.* О термофильных грибах в почвах Чирчик-Келесского района Ташкентской области.— Докл. АН УзССР, 1968, № 5, с. 53—54.

*Хацкевич Л. К.* Поведение возбудителей корневой гнили пшеницы в почве.— Микология и фитопатология, 1975, **9**, № 5, с. 459.

*Хрущева Е. П., Булавская Е. С.* Микофлора некоторых сельскохозяйственных растений, возделываемых на светло-серых лесных почвах.— Тр. Горьк. с.-х. ин-та, 1975, **65**, с. 43—46.

*Хуан—Луи—Гуан.* Исследование микрофлоры в почвах рисовых полей.— Изв. почвоведения, Тужан Сюэбаю, 1959, **7**, 1/2, с. 10—12.

*Частухин В. Я.* Роль грибов в процессах почвообразования.— В кн.: Тр. конф. по вопр. почв. микробиологии. М., 1953, с. 16—18.

*Частухин В. Я., Николаевская М. А.* Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе.— Л. : Наука, 1969,— 325 с.

*Чеботарев Л. Н., Землянухин А. А.* Стимуляция спорообразования у плесневых грибов излучениями оптической области.— Микология и фитопатология, 1976, **10**, № 4, с. 267—270.

*Черемисинов Н. А.* Микоценоз — компонент лесного биогеоценоза.— Там же, 1973, **7**, № 1, с. 20—21.

*Черноземы* СССР (Украина) / Под ред. А. Г. Фриманд.— М. : Колос, 1981.— 256 с.

*Чэнь-Цзы-ин.* Основные формы микрофлоры ризосферы риса.— Сб. студенч. н.-и. работ Моск. с.-х. акад. им. Тимирязева, 1959, **9**, с. 81.

*Чулаков Ш. А.* Микофлора луговоболотных почв под посевом риса.— Тр. Ин-та почвоведения АН КазССР, 1957, **7**, с. 14—18.

*Чуриков И. И.* Агротехника риса в Узбекистане.— Ташкент : Госиздат УзССР, 1948.— 120 с.

*Шапошников Г. Х.* Иерархия живых систем.— Журн. общ. биологии, 1976, **37**, № 4, с. 493—505.

*Шарапов В. М., Кальвиш Т. К.* Ингибирующее влияние почв на прорастание спор, рост и развитие зоопатогенных грибов.— Микология и фитопатология, 1981, **15**, № 2, с. 107—113.

*Шварц С. С.* Теоретические основы и принципы экологии.— В кн.: Современные проблемы экологии. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1973, с. 21—31.

*Шевцова В. М., Касьяненко А. Г., Самойлов Г. Г., Нарзуллаев Б. Н.* Меланиногенез у мутантов возбудителя вилта по данным ЭПР-спектроскопии.— Докл. АН ТаджССР, 1979, **22**, № 7, с. 442—445.

*Шевцова В. М., Касьяненко А. Г., Тен Л. Н. и др.* Использование (+) — сциталона в генетических исследованиях меланиновых мутантов.— Докл. АН ТаджССР, 1980, **23**, № 1, с. 44—47.

*Шеховцов О. Г.* Мукоральні гриби соснових насаджень Чернігівської області.— Мікробіол. журн., 1974, **36**, № 2, с. 160—162.

*Шеховцов О. Г.* Нові та рідкісні для мікофлори СРСР види грибів.— Там же, 1975, **37**, № 2, с. 232—233.

*Шеховцов А. Г.* Новый вид пенициллия из подстилки сосновых насаждений — Penicillium severskii.— Микробиол. журн., 1981а, **43**, № 1, с. 122—123.

*Шеховцов А. Г.* Грибы семейства Dematiaceae почвы сосновых насаждений.— Там же, 1981б, 43, № 2, с. 249—250.

*Шеховцов А. Г., Ладейщикова Е. И.* Микофлора подстилки, почвы, ризосферы сосновых насаждений устойчивых и восприимчивых к поражению корневой губкой.— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов (Материалы I респ. конф. Киев, окт. 1975 г.). Киев : Наук. думка, 1975, с. 26—27

*Шировская Г. М., Пивоваров Г. Е., Гомонова Н. Ф.* Применение минеральных удобрений как один из факторов токсикоза почв в агробиоценозах.— В кн.. Материалы Всесоюз. симпоз. «Микроорганизмы как компонент биогеоценоза». Алма-Ата, сент. 1982. Алма-Ата : Наука КазССР, 1982, с. 135—136.

*Шлапакаускас В.* Почвенная микрофлора в саду с различной обработкой почвы.— В кн.: Микробиологические процессы в почвах и урожайность сельскохозяйственных культур. Вильнюс : Ин-т ботаники АН ЛитССР, 1978, с. 378.

*Штейнхауз Э. А.* Патология насекомых.— М. : Изд-во иностр. лит., 1952.— 776 с.

*Яхонтов В. В.* Благоприятный прогноз по зараженности люцерновых полей фитономусом на 1953 год в Северном Узбекистане — Докл. АН УзССР, 1953, № 4, с. 48—51.

*Штеренберг П. М.* Грибная флора корней полевых культур.— Агробиология, 1961, 42, № 2, с. 23.

*Шупрянов Н. П., Шупрянова Л. В.* Температурный режим воздуха и почвы некоторых фитоценозов Хомутовской степи.— В кн.: Исследование почв и почвенных режимов в степных биогеоценозах Приазовья. М. : Изд-во АН СССР, 1979, с. 84—97.

*Шапова Л. И.* Количественная характеристика микрофлоры почв рисовых полей Приморья.— В кн.: Вопросы численности биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л. : Наука, 1972, с. 136—145.

*Элланская И А., Головко Э. А., Кострома Е. Ю., Соколова Е. В.* Микофлора ризосферы озимой пшеницы в условиях монокультуры и севооборота.— В кн.: Структура и функции микробных сообществ почв с различной антропогенной нагрузкой. Киев : Наук. думка, 1982, с. 70—73.

*Элланская И. А., Редчиц Т. И.* Виды р. Fusarium в почвах заповедников «Хомутовская степь» и «Каменные могилы».— В кн.: Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев : Наук. думка, 1975, с. 18—20.

*Яценко Н. Д.* Фузариозы пшеницы в Московской области : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— М., 1973.— 23 с.

*Ячевский А. А.* О новом способе борьбы с саранчой.— Вестн. садоводства, 1913, № 3, с. 169—171.

*AcKermann H. W.,* La recherche des champignons de l'air par culture depuis.— Rev. Can. Biol., 1968, 27, N 1, p. 61—68.

*Alexander M.* Biochemical ecologi of microorganisms.— Ann. Rev. Microbiol., 1971, 25, p. 361.

*Al-Doory Jousef, Tolba M. K., Al-Ani.* On the fungal flora of Iraqi soil. II. Central Iraq.— Mycologia, 1959, 51, N 5, p. 429—430.

*Apinis A. E.* Occurence of thermophilous microfungi in certain alluvial soils near Nottingham.— Nova Hedwigia Z. Kryptogamenk., 1963, 5, N 1, S. 57—78.

*Apinis A. E.* Thermophilous fungi of coastal grasslands.— In: Soil organisms / Eds J. Doeksen; J. van der Drift.— Amsterdam : North-Holland publ., 1963, p. 427—438.

*Apinis A. E.* Thermophilous fungi in certain grasslands.— Mycopathol. et mycol. appl., 1972, 48, N 1, p. 63—74.

*Apinis A. E., Chesters C. G. C.* Ascomycetes of some salt marshes and sand dunes.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1964, 47, pt. 3, p. 419—435.

*Awao T., Mitsugi K.* Notes on thermophilic fungi in Japan (1).— Trans. Mycol. Soc. Jap., 1973, 14, pt 2, p. 145—160.

*Awao T., Otsuka S.-I.* Notes on thermophilic fungi in Japan (2).— Ibid., 1973, 14, N 3, p. 221—236.

*Awao T., Otsuka S.-I.* Notes on thermophilic fungi in Japan (3).— Ibid., 1974, 15, N 1, p. 7—22.

*Badurowa M., Badura L.* Further investigations on the relationship between soil fungi and the macroflora.— Acta Soc. bot. pol., 1967, N 36, p. 515—529.

*Barkai-Golan R., M. Frank, D. Kantor et al.* Atmospheric fungi in the desert town of Arad and in the coastal plain of Israel.— Ann. Allergy, 1977, **38**, N 4, p. 270—274.
*Barnett H. L.* Illustrated genera of imperfect fungi.— Burgess : Publ. co, 1956.— 218 p.
*Barron G. L.* New species and new recordes of Oidiodendron.— Can. J. Bot., 1962, **40**, N 6, p. 589—607.
*Beek Th., Poschendrieder H.* Wechselwirkungen von Biotop und Bodenmikroflora im Bereich des Hochmoores.— Bayer. Landwirtsch., 1961, 38, N 1, S. 110—122.
*Bell A. A., Puchalla J. E., Tolmsoff W. J., Stipanovic K. D.* Use of mutants to establish (+) — scytalone as an intermediate in melanin biosynthesis by Verticillium dahliae.— Can. J. Microbiol., 1976, **22**, N 6, p. 787—799.
*Beraha L., Ramsey G. B., Smith M. A., Wright W. R.* Factors influencing the use of gamma-radiation to control decay of lemons and oranges.— Phytopathology, 1959, **49**, N 2, p. 91—97.
*Bishby G. R.* Geographical distribution of fungi.— Bot. Gaz., 1943, N 9, p. 466—482.
*Bissett J., Parkinson D.* Functional relationships between soils fungi and environment in alpine tundra.— Can. J. Bot., 1979, **57**, N 15, p. 1642—1659.
*Bissett J., Parkinson D.* Fungal community structure in some alpine.— Ibid., p. 1630—1641.
*Blois M. S.* Physical studies of the melanins.— In: Biology normal and abnormal melanocytes. Tokyo, 1971, p. 125—139.
*Blois M. S., Zahlan A. B., Maling J. E.* Electron spin resonance studies on melanin.— Biophys. J., 1964, **4**, N 4, p. 471—490.
*Boswell J. G., Cower D. I.* The microbiology of acid soils. I. "Mor" bearing Pinus silvestris and Betula pubescens.— The New Phythologist., 1946, N 1, p. 45—218.
*Brandsberg J.* Fungi isolated from decomposing conifer litter.— Mycologia, 1969, **61**, N 2, p. 373—381.
*Brown I. C.* Fungal mycelium in dune soils estimated by a modified impression slide technique.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1958, **41**, Pt. 1, p. 81—88.
*Brown I. C.* Soil fungi of some British sand dunes in relation to soil type and succession.— J. Ecol., 1958, **46**, N 4, p. 641—664.
*Brun H., Jovan B., Leimaire J. M.* Modification of soil biocenoses. II. Influence of pH, moisture and origin of soil on the microflora and activity of a proteinaceous substrate used to control soil phytopathogenic agents.— Ann. Phytopathol., 1978, **10**, N 1, p. 1—14.
*Bruch C. W.* Microbes in the upper atmosphere and beyond.— In: Airbornne microbes : 17-th symp. Soc. gen. microbiol. Cambridge, Academ Press, 1967, p. 345—374.
*Buxton E. W., Khalifa O., Ward V.* Effect of soil amendment with chitin on pea wilt caused by Fusarium oxysporum f. pisi.— Ann. Appl. Biol., 1965, N 55, p. 83—88.
*Carmichael J. W.* Chrysosporium and some other aleuriosporic hyphomycetes.— Canad. J. Bot., 1962, **40**, N 5, p. 1137—1173.
*Chandhuri H., Sachar G. S.* A study of the fungus flora of the Panjab soils.— Ann. Mycol., 1934, 32, p. 90—92.
*Chesters C. G. C.* On the sucession of microfungi associated with the decay of logs and brauches.— Trans. Lincolnshire Nat. Union, 1950, **12**, p. 29—135.
*Christensen M., Whittingham W. F.* The soil microfungi of open bogsaud conifer Swamps in Wisconsin.— Mycologia, 1965, **57**, N 6, p. 882—896.
*Chrzanowski J.* Mycoflora of wheat plant rhizospheres Fild and in vitro studies.— Hodowea Ros. Aklim. Nasienn., 1976, **20**, N 1, p. 19—45.
*Commoner B., Townsend J., Pake G.* Free radicals in biological materials.— Nature, 1954, **174**, N 4432, p. 689.
*Cooke W. B., Fournell H. T.* Some soil fungi from an Alaskan tundra area.— Arctic, 1960, **13**, N 4, p. 266—270.
*Couch J. N., Andreeva R. V., Laird M., Nolan R. A.* Tabanomyces milkoi (Dudka and Koval) em. genus novum, a fungal pathogen of horseflies.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1979, **76**, N 5, p. 2299—2302.

*Craveri R., Manachini P. L., Craveri A.* Eumiceti thermofili presenti nel suolo.— Ann. Microbiol. ed enzimol., 1964, **14**, N 1—3, p. 12—26.
*Curtis P. J.* Anaerobic growth of fungi.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1969, **53**, pt 3, p. 299—302.
*Curtis C. R.* Comparison of UV induced delay in germination in pigmentinhibited conidia of Aspergillus carbonarius.— Radiat. Bot., 1970, **10**, N 2, p. 125—130.
*Dayal, Ram, Gupta O. S. D.* Some new records of soil fungi from India.— Sydowia Ann. Mycol., 1970, **24**, N 1/6, p. 345—349.
*Deems R. E., Joung M. C.* Black root of sugar beets as influenced by various cropping sequences and their associated mycofloras.— J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol., 1956, **20**, N 1, p. 32—43.
*Demopoulous H. B., Kaley I.* Selective inhibition of respiration of pigmented S91 mouse melanomas by phenyl lactate and possibly related effects of growth.— J. Nat. Cancer Inst., 1963, **30**, N 3, p. 611—632.
*Dickinson C. H., Pugh G. I. F.* Biology of plant litter decomposition.— London; New York : Acad. Press, 1974.— 775 c.
*Domsch K. H., Gams W.* Pilze aus Agrarböden.— Verlagstuttgart, New York : Acad. Press, 1970.— 221 S.
*Domsch K. H., Gams W.* Fungi in agriculturae soils.— New York : Acad. Press, 1972.— 263 p.
*Duraus R.* Influence des radiations lumineuses sur les processus de reproduction des champignons hypotheses sur lidentide des photorecepteur : Rev. bibliogr.— Mycopathologia, 1976, **60**, N 1, p. 3—16.
*Durrell L. W., Shields L. M.* Fungi isolated in culture from soils of the Nevada test site.— Mycologia, 1969, **43**, N 4, p. 636—641.
*Dutta B G., Ghosh G. R.* Soil fungi from Orissa (India) : Soil fungi of paddy fields.— Mycopathol. et mycol. appl., 1965, **25**, N 3/4, p. 316—322.
*Eicker A.* Ecological observation on soil fungi.— S. Afr. J. Sci., 1970, N 327, p. 334.
*Eicker A.* Vertical distribution of fungi in Zulundan soils.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1970, 55, pt 1, p. 45—57.
*Eggins H. O. W., Malik K. A.* The occurence of thermophilic cellulolytic fungi in a pasture land soil.— Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. and Serol., 1969, **35**, N 2, p. 178—184.
*Eggins H. O. W., Szilvinyi A. von, Allsopp D.* The isolation of actively growing thermophilic fungi from insolated soils.— Int. Biodeterior. Bull., 1972, **8**, N 2, p. 53—58.
*Ellis M. B.* Dematiaceous Hyphomycetes.— Commonw. Mycol. Inst., Kew, Surrey, England, 1971.— 608 p.
*Fargues J., Kilbertus G., Reisinger O., Olah G. M.* Chitinilytic activity in soil. Soil biology and conservation of the biosphere.— In: Proc. VII meet. soil biology section Soc. soil. sci. Hung. assoc. agricultural sci. Budapest, Hungary, Sept. 2—4, 1975. Budapest : Acad. Kiado, 1975, p. 424.
*Fassatiova O.* Bodenmikromyceten am Hügel Doutnac im Bohemian chen Karst.— Preslia, 1966, 38, N 1, S. 1—14.
*Fassatiova O.* Soil micromycetes in abandoned fields in Bohemian Karst.— Ceska mykol., 1978, **32**, N 4, p. 226—234.
*Fassatiova O., Lysek H.* Ovicidal fungi in soil ecological system.— Acta Univ. Carolinae, Biol., 1980, **9**, p. 297—334.
*Filip Z.* Clay minerals as a factor influencing the biochemical activity of soil microorganisms.— Folia microbiol., 1973, **18**, p. 56.
*Filip Z., Semotan I., Kutilek M.* Thermal and spectrophotometric analysis of some fungal melanins and soil humic compounds.— Geoderma, 1976, **15**, p. 131.
*Filip Z.* Effect on solid particles on growth and metabolic activity of microorganisms.— In: Microbiol ecology / Eds M. W. Lontit, J. A. R. Miles. Berlin : Springer, 1978, p. 102—104.
*Flanagan P. W.* Microbial ecology and decomposition in arctic tundra and subarctic taiga ecosystems.— Ibid., p. 161—168.
*Fraikin G. J., Pospelov M. E., Rubin L. B.* Phytochrome system of the yeast Candida guillermondii and recovery from ultraviolet injury.— J. Gen. Microbiol., 1976, **95**, N 1, p. 27—30.

*Gams W. K., Domsch K. H.* The spatial and seasonal distribution of microscopic fungi in arable soil.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1969b, **52**, pt 2, p. 301—308.

*Gams W. K., Domsch K. H.* Beitrage zur Anwendung der Bodenwaschtechnik für die isolierung von Bodenpilzen.— Arch. Microbiol., 1967, **58**, N 2, S. 134—144.

*Gams W., Lacey J.* Cephalosporium — like hyphomycetes two species of Acremonium from heated substrates.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1972, **59**, pt 3, p. 519—522.

*Gan E. N., Haberman H. F., Menon I. A.* Electron transfer properties of melanin.— Arch. Biochem. and Biophys., 1976, **173**, N 2, p. 666—672.

*Gerretson—Cornell L.* Antagonismortra "Fomes annosus" Trichoderma viride, in vitro.— Inform. bot. ital., 1971, **3**, N 3, p. 212—215.

*Gochenaur S. E., Backus M. P.* Mycoecology of willow and cotton wood lowland communities in Southern Wisconsin. II. Soil microfungi in the sandbar willow stands.— Mycologia, 1967, **59**, N 5, p. 893—901.

*Gordon W. L.* The occurrence of Fusarium species of Canada. IV. Taxonomy and prevalence of Fusarium species in the soil of cereal plots.— Can. J. Bot, 1954, **32**, p. 622—629.

*Gray P. H. H., Taylar C. B.* A Microbiological study of podsoil profile 11 Laurentian soils.— Can. J. Res., 1935, **13**, p. 251—255.

*Gray T. R. G., Baxby P.* Chitin decomposition in soil. II. The ecology of chitinoclastic microorganisms in forest soil.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1968, **51**, pt 2, p. 293—309.

*Gray T. R. G., Bell T. F.* The decomposition of chitin in an acid soil.— In: Soil organisms / Eds. J. Doeksen, J. van der Drift, Jena, 1963, p. 222—230.

*Griffiths E., Siddigi M.* Some factors affecting occurence of Fusarium culmorum in the soil.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1961, **44**, pt 3, p. 343—353.

*Griffin D. M.* Ecology of soil fungi.— London : Chapman and Hall Ltd., 1972.— 193 p.

*Harley I. R., Waid J. S.* A method of studying active mycelia on living roots and other surfaces in the soil.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1955, **38**, pt 1, p. 104—118.

*Harrison A. F.* The inhibitory effect of oak leaf litter tannins on the growth of Fungi, in relation to litter decomposition.— Soil Biol. and Biochem, 1971, 3, p. 167—172.

*Hawker L. E.* Ecological factors and survival of fungi.— In: Microbiol. ecol. symp. Soc. Gen. Microbiol. Cambridge : Cambridge Univ. press, 1957, p. 238—258.

*Hawker H. E.* Physiology of fungi.— London : Univ. press 1950.— 360 p.

*Hynes M. J.* The effect of lack of a carbon source on nitratreductase activity in Aspergillus nidulans.— J. Gen. Microbiol., 1973, **79**, N 1, p. 151.

*Hering T. F.* Succession of fungi in the Litter of a lake distinct Oakwood.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1965, **48**, pt 3, p. 391—408.

*Hibben C. R., Stotzky G.* Effects of ozone on the germination of fungal spores.— Can. J. Microbiol., 1969, **15**, p. 1187—1196.

*Hiroshi K. L.* A thermophilic fungus Humicola lanuginosa found in soil from Japan.— Trans. Mycol. Soc. Jap., 1966, **7**, pt 1, p. 99—100.

*Hodges C. S.* Fungi isolated from southern forest tree Nursey soils.— Mycologia, 1962, **54**, N 3, p. 221—229.

*Hodges C. S.* Evaluation of stump treatment chemicals for control of Fomes annosus.— In: Proc. Third intern. conf. on Fomes annosus. Washington, 1970, p. 43—53.

*Hornby D., Slope D. B., Gutteridge R. J., Sivanesan A.* Gaeumannomyces cylindrosporum a new ascomycetes from cereal roots.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1977, **9**, pt 1, p. 21—25.

*Hudson H. I.* The ecology of fungi on plant remains above the soil. New Phytol., 1968, **67**, p. 837—874.

*Hughes S. I.* Studies on microfungi. IX. Calcarisporium, Verticicladium, and Hansfordia (gen. nov.).— Commonw. Mycol. Inst. Mycol. Pap., 1951, **43**, p. 1—25.

*Hughes S. J.* Four species of Septonema.— Naturalist, 1952, N 1, p. 7—12.

*Hutchinson S. A.* Biological activity of volative fungal metabolites.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1971, **57**, pt 2, p. 185—200.

*Ishizava S.* Microflora of paddy soils.— Soil. Sci. and Plant Nutr., 1964, **10**, N 4, p.

*Jack M. A., Tansey M. R.* Growth, sporulation and germination of spores of thermophilic fungi incubated in sun heated soil.— Mycologia, 1977, **69**, N 1, p. 109—117.

*Jackson R. M.* Studies of fungi in pasture soils. II. Fungi associated with plant debris and fungal hyphae in soil.— N. Z. J. Agric. Res., 1965, **8**, N 4, p. 865—877.

*Jensen H. L.* The microbiology of farm yard manure decomposition in soil. III. Decomposition of microorganisms.— J. Agric. Sci., 1932, **22**, N 1, p. 232—234.

*Jensen V.*— In: Ecology of leaf surface micro-organisms / Eds F. F. Pracce, C. H. Dickinson. London; New York : Akad. press, 1971, p. 463—469.

*Jerebzoff S.* En relation avec la composition du milieu de culture Alternaria tenuis montre soit un rythme exndogene de zonations soit un rythme endogene de 50 h.— R. Acad. Sci., Paris, 1962, **252**, N 1, p. 163—165.

*Johnson H. W., Halpin J. E.* Environmental effects on conidial variation in some fungi imperfecti.— J. Elisha Mitch. Sci., 1954, **70**, N 2, p. 314—326.

*Joly P.* Recherches sur les genres Alternaria et Stemphylium. 3. Action de la lumiere et des ultraviolets.— Rev. Mycol., 1962, **27**, N 1, p. 1—16.

*Joly P.* Le genre Alternaria : Rech. physiol., biologiques et systematiques.— In: Encyclopedic Mycologique, 1964, vol. 33, p. 239.

*Kafi A., Tarr S. A. J.* Concentric zonation in colonies of Helminthosporium.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1963, **46**, pt 4, p. 549—559.

*Kendrick W. B.* Helicoma monospora sp. now. from pine litter.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1958a, **41**, pt 4, p. 446—448.

*Kendrick W. B.* Simpodiella, a new Hyphomycete genus.— Ibid., 1958b, **41**, pt 4, p. 519—521.

*Kendrick W. B.* Hyphomycetes of conifer leaf litter. Thyssnophora gen. nov.— Can. J. Bot., 1961a, **39**, p. 817—832.

*Kendrick W. B.* Hyphomycetes of conifer leaf litter Hormodendrum stauro-phorum sp. nov.— Ibid., 1961b, **39**, p. 833—835.

*Kendrick W. B., Burges A.* Biological aspects of the decay of Pinus sylvestris leaf litter.— Nova Hedwigia, 1962, N 4, p. 313—342.

*Kendrick W. B.* Fungi associated with breakdown of pine leaf litter in the organic horizon of a podzol.— Mycopathol. et mycol. appl., 1963, **19**, N 3, p. 241—245.

*Kobayashi M.* The successive variation of microflora in paddy soil condition.— Soil. Sci. and Plant. Nutr., 1967, N 6, c. 16—18.

*Kommedahl T., Windels C. E., Lang D. S.* Comparison of Fusarium populations in grasslands of Minnesota and Iceland.— Mycologia, 1975, **67**, N 1, p. 32—37.

*Kowalski S., Gierczak M., Manka K.* Przyczynek do znajomosci flory grzybowej najmlodszych czesci korzeni sosny zwyczajnej Pinus silwestris L.— Prace komis. nauk lesn. Poznan. towarz. przyjaciol nauk, 1968, 25, p. 33—41.

*Kubikova J.* The suface mycoflora of ash roots.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1963, **46**, N 1, p. 107—114.

*Kumagai T.* Mycochrome system and conidial development in certain fungi imperfecti.— Photochem. and Photobiol., 1978, **27**, N 2, p. 371—379.

*Lockwood J. L.* Fungistasis in soil.— Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc., 1977, **52**, N 1, p. 234—268.

*Luppi Mosca Anna Maria.* Fungi sulle foglie morte di Betulla e Castagno.— Allonia, 1962, N 8, p. 19—25.

*Luthardt W., Lyr H.* Über die Bildung von Tyrosynase bei holzzerstörenden Pilzen.— Arc. Microbiol., 1965, **51**, S. 103—117.

*Lyr H.* Untersuchungen über Peroxydasen höherer Pilze.— Planta, 1956, **48**, N 2, S. 239—265.

*Lyr H.* Über den Nachweis von Oxydasen und Peroxydasen bei höheren Pilzen und die Bedeutung dieser Enzyme für die Bavendamm-Reaction.— Ibid., 1958, **50**, N 3, S. 359—370.

*Lysek H., Vl. Chalupová.* Guantitative determination of activiti of ovicide fungi.— Acta Univ. pol. olomouc. fac. med., 1976, **79**, p. 59—63.

*Maas Erna M. C., Kotze J. M.* Fungi associated with root disease of wheat in South Africa.— Phytopathology, 1981, **13**, N 3, p. 155—156.
*Machmoud S. A. L., Abou El-Tude M., Elmofty M. Kh.* Studies on the rhizosphere microflora of a desert plant.— Folia microbiol., 1964, **9**, N 1, p. 1—8.
*McLennan E..L., Ducker S.* The ecology of the soil fungi of an australian heathland.— Austr. J. Bot., 1960, **2**, N 2, p. 38—45.
*Malla D. S.* Panel session 2.— In: Proc. thyrd intern. conf. Fomes annosus. Washington, 1970, p. 154—165.
*Martin T. Z., Anderson D. A., Goates R.* Influence of the chemical composition of organic matter on the development of mould flora in the soil.— Soil. Sci., 1942, **54**, N 1, p. 297—302.
*Maurer C. L., Baker R.* Chitin — lignin amendments for control of beat root-rot.— Phytopathology, 1963, N 53, p. 852.
*Mehrotra B. S., Dwivedi P. K.* Fungi associated with wheat in the field.— Int. Biodeterior. Bull., 1980, **16**, N 2, p. 37—42.
*Menon J. A., Haberman H. F.* Mechanism of action of melanins.— J. Dermatol., 1977, **97**, N 1, p. 109—112.
*Meyer J. A.* Ecologie et sociologie des mikrochampignous du sol de la Cuvette centrale Congolaise.— Publs I. N. E. A. C. Ser. Sci., 1963, 101, p. 137.
*Millar C. S.* Decomposition of coniferous leaf litter.— In: Biology of plant litter decomposition / Eds. C. H. Dickinson, G. J. F. Pugh. London; New York, 1974, vol. 2.— 174 p.
*Miller J. H., Giddens J. E., Foster A. A.* A survey of the fungi of forest and cultivated soil of Georgia.— Mycologia, 1957, **49**, N 6, p. 779—808.
*Mills J., Eggins H. O. W.* The biodeterioration of certain plasticisers by thermophilic fungi.— Int. Biodeterior. Bull., 1974, **10**, N 2, p. 39—44.
*Minoura K., Ochi K., Nehira T.* Thermophilie filamentous fungi in Japan (2).— Trans. Mycol. Soc. Jap., 1973, **14**, N 4, p. 362—366.
*Minoura K., Vokoe M., Kizima T., Nehira T.* Thermophilic filamentous fungi in Japan (1).— Ibid., p. 352—361.
*Mirocha C. J., de Vay J. E.* Growth of fungi on an inorganic medium.— J. Gen. Microbiol., 1971, **17**, N 11, p. 1373—1378.
*Mishra R. R.* A comparative study of fungal flora from non-rhizosphere, rhizosphere and rhizoplance regions of roots.— J. Sci. Res. Banaras Hindu Univ., 1965—1966, **16**, N 1, p. 32—35.
*Mishra R. R., Kamal G.* Rhizosphere fungal flora of certain euphorbiaceus plants.— Mycopathol. et mycol. appl., 1972, **46**, N 1, p. 73—81.
*Mitchell R., Alexander M.* Chitin and the biological control of Fusarium diseases.— Pl. Dis. Reptr., 1960, **35**, p. 487—490.
*Mitchell R., Alexander M.* Microbiological problems associated with the of chitin for biological control.— Proc. Soil. Sci. Soc. Amer., 1962, N 26, p. 556—558.
*Morall R. A. A.* Soil microfungi associated with aspen in Saskatchewan. Synecology and quantative analysis.— Can. J. Bot., 1974, **52**, p. 1803—1817.
*Morrall R. A., Vanterpool T. C.* The soil microfungi of upland boreal forest at Candle Lake, Saskatchewan.— Mycologia, 1968, **60**, N 3, p. 642—654.
*Moubasher A. H., Moustafa A. F.* A survery of Egyptian soil fungi with special reference to Aspergillus, Penicillium and Penicillium related genera.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1970, **54**, pt 1, p. 35—44.
*Moubasher A. H., Mazen M. B.* Dematiaceous Hyphomycetes in Egyptians soils.— Ibid., 1972, **59**, pt 3, p. 527—530.
*Mukejl B. K.* Microflore of flooded rice fields.— Indian J. Agric. Sci., 1956, **6**, p. 16—18.
*Müller-Kögler E.* Pilzkranheiten bei Insecten. Anwendung zur biologishen Schudlingsbekampfung und Grundlagen der Insectemyckologie.— Berlin; Hamburg: Springer-Verlag, 1965.— 446 S.
*Naim M. S.* Contribution to the knowledge of soil fungi in Libia. I. Rhizosphera and soil fungi of Artemisia herba alba in Tripoli.— Mycopathol. et mycol. appl., 1967, **39**, N 3, p. 296—299.
*Neergaard P.* Danish species of Alternaria and Stemphylium.— London : Humphrey, Millford, Oxford Univ. press, 1945.— 560 p.
*Nesbitt H. I., Malayczuk N., Glenn A. R.* Bacterial colonization of Phytophtho-

ra cinnamoni.— In: Microbial ecology: Proc. life sci, intern. mickoecol. Symp. NZ/Eds. M. W. Loutit, I. A. R. Miles. Berlin etc.: Springer, 1978, p. 371—374.

*Nicholls V. O.* Fungi of Chalk soils.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1956, **39**, N 2, p. 233—238.

*Nicot J.* Some characteristics of the microflora in desert sands.— In: The ecology of soil fungi. Cambridge : Acad. Press, 1960, p. 94—97.

*Noack K.* Beitrage zur Biologie der thermophilen Organismen.— Zb. Wiss. Bot., 1912, **51**, N 4, S. 593—648.

*Nour M. A.* A preliminary survey of fungi in some Sudan soils.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1956, **39**, pt 3, p. 357—360.

*Okafor N.* Isolation of chitin from the schell of Sepia officinalis L.— Biochel. et biophys. acta, 1965, N 101, p. 193—200.

*Okafor N.* Ecology of microorganisms on chitin buried in soil.— J. Gen. Microbiol., 1966, **44**, N 3, p. 311—327.

*Okafor N.* Influence of chitin and length of roots of wheat seedlings.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1970, **55**, pt 3, p. 483—514.

*Old K. M., Nicolson T. H.* The root cortex as part of a microbial continium.— In: Microbial ecology / Eds. M. W. Loutit, I. A. R. Miles. Berlin etc. : Springer, 1978, p. 291—294.

*Oner Mehmet.* Soil microfungi on Turkey.— Mycopathol. et mycol. appl., 1970, **42**, N 1/2, p. 81—87.

*Ostrowska K.* Bodanie keratynolitycznosci waglednie keratynofilnosci grzybow ioyizolowanych z gleb sadowniczych w wojewodztwie szczecinskim.— Zesz. nauk. WSR Szczecinie, 1971a, N 37, s. 225—233.

*Ostrowska K.* Wystepowanie grzybow keratynolitycznych i keratinofilnuch w glebach trzech sadow w wojewodztwie Szcecinskim.— Ibid., 1971b, S. 235—244.

*Park D.* Experimental studies on the ecology of fungi in soil.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1955, **38**, pt 2, p. 130—142.

*Parkinson D., Taylor R. S., Pearson R.* Studies of fungi in the roots.— Plant and Soil, 1963, **19**, N 3, p. 332—349

*Parkinson D., Waid J. S.* Ecology of soil fungi : Intern. Symp.— Liverpool : Univ. press, 1960.— 360 p.

*Parkinson D., Balasooriya I.* Studies on fungi in a pinewood soil. I. Nature and distribution of fungi in the different soil horizons.— Rev. ecol. et biol. sol, 1967, **4**, N 3, p. 463—478.

*Parkinson D., Balasooriya I.* Studies on fungi in a pinewood soil. IV. Seasenal and spatial variations in the fungal populations.— Ibid., 1969, **6**, N 2, p. 147—153.

*Pitt J. I., Christian J. H. B.* Water relations of xerophilic fungi isolated from prunes.— Appl. Microbiol., 1968, **16**, p. 1853—1858.

*Prew R. D.* Studies on the spread of Gauemannomyces graminis var. tritici on agar media.— Austral. J. Bot., 1980, **28**, N 4, p. 411—419.

*Pugh G. J. F.* Leaf litter fungi found on Carex paniculata L.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1958, **41**, pt 2, p. 185—195.

*Pugh G. J. F.* Strategies in fungal ecology.— Ibid., 1980, **75**, N 1, p. 1—14.

*Pugh G. J. F., Blakeman J. P., Morgan-Jones G., Eggins H. O. W.* Studies on fungi in coastal soils. IV. Cellulose decomposing species in sand dunes.— Ibid., 1963, 46, N 4, p. 565—571.

*Quereshi A. A., Page O. T.* Observations on chlamidospore production by Fusarium in two salt solution.— Can. J. Microbiol., 1970, **16**, N 1, p. 29—32.

*Rai J. N, Ageirweil I. C., Tewari J. P.* Fungal microflora of USar soils of India.— J. Indian Bot. Soc., 1971, **50**, N 1, p. 63—74.

*Ramakrishan K.* Some aspects of soil fungal ecology.— Proc. Indian Acad. Sci., 1955, **41**, N 3, p. 110—116.

*Rani Mehrota B., Kakkar R. K.* Ecological studi of soil fungi of an agricultural fied in Allahabad.— Mycopathol. et mycol. appl., 1972, **47**, N 1/2, p. 36—37.

*Raper K. B., Thom C., Fennel D. J.* A manual of the Penicillia.— Baltimore : Williams et Wilkins co, 1949.— 875 p.

*Raper K. B., Fennell D. J.* The genus Aspergillus.— Baltimore : Williams et Wilkins co, 1965.— 686 p.

*Reisinger O., Kilbertus G.* Biodegradation et humification. IV. Microorganisms intervenant dans la decomposition des cellules a Aureobasidium pullulans (DB) Arnaud.— Can. J. Microbiol., 1974, **20**, N 1, p. 299—306.

*Rennerfelt E., Paris S. K.* Some physiological and ecological experiments with Polyporus annosus Fr.— Oikos, 1953, N 4, p. 58—76.

*Rogers R. F., Hesseltine C. W.* Microflora of wheat and wheat flour from six areas of the United states.— Cereal. chem., 1978, **55**, N 6, p. 889—898.

*Ross D. J.* Physiological studies of some common fungi grassland soils.— New Zeal. J. Sci., 1960, **3**, N 2, p. 219—258.

*Sivasithamparan K., Parker C. H.* Effect of certain isolates of soil fungi on take-all of wheat.— Austral. J. Bot., 1980, **28**. N 4, p. 421—427.

*Saito T.* Microbial decomposition of beech litter.— Ecol. Rev., 1956, **14**, N 1, p. 141—147.

*Saunders P. J. W.* Modification of the leaf surface and its environment by pollution.— In: Ecology of leaf surface microorganisms / Eds. T. F. Preece, C. H. Dickinson.— New York : Acad. Press, 1971, p. 81—89.

*Schalin I.* Microfungi in the humus layer of pine, spruce and birch stands in Southern Finland.— Silva fenn., 1967a, **1**, N 2, p. 35—48.

*Schalin I.* Studies on the microfungi in the forest floor of subarctic pine forests.— Acta forest fenn., 1967b, **81**, N 7, p. 1—18.

*Schinner F., Concin R.* Carbon dioxide fixation by wood-rotting fungi.— Eur. J. Forest Pathol., 1981, **11**, N 1/2, p. 120—123.

*Schneider M. J., Murray B. J.* Phytochrom mediation of uredospore germination in the fungus Puccinia graminis.— Phitochem. et Photobiol., 1979, **29**, N 5, p. 1051—1052.

*Sewell G. W. F.* Studies of fungi in a Calluna — healthland soil. I. Vertical distribution in soil and on root surfaces.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1959, **42**, pt 3, p. 385.

*Schields J. M., Durrell G. W., Sparrow A. H.* Preliminary observations on radiosensitivity of algae and fungi from soils of the Nevada test site.— Ecology, 1961, **42**, N 2, p. 440—441.

*Singh P.* Some fungi in the forest soils of Newfoundland.— Mycologia, 1976, **68**, N 4, p. 881—890.

*Singh S. N.* An addition to Indian soil fungi.— Geobios (Jodhpur), 1980, **7**, N 1, p. 25—26.

*Sivasithamparan K., Parker C. A., Edwards C. S.* Rhizosphaere microorganisms of seminal and nodal roots of wheat grown in pots.— Soil. Biol. and Biochem., 1979, **11**, N 2, p. 155—160.

*Skinner C. E., Dravis F. C. E.* A quantitative determination of chitin destroying microorganisms in soil.— Ecology, 1937, N 18, p. 391.

*Smith A. M.* Ethylene in soil biology.— Ann. Rev. Phytopathol., 1976, **14**, p. 53—73.

*Smith E. E., Daft M. I.* The effect of mycorrhizas on the phosphate content, nitrogen fixation and growth of Medicago sativa.— In: Microbial ecology. Berlin etc. : Springer, 1978, p. 314—319.

*Smith T.* Some new and interesting species of microfungi.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1961, **44**, pt 1, p. 42—50.

*Smith G. Shirley Nash.* Comparison of germination of pathogenic Fusarium oxysporum chlamydospores in host rhizosphere soils conducive and suppressive to wilts.— Phytopathology, 1977, **67**, N 4, p. 502—510.

*Sommer N. F., Maxie E. C.* Recent research on the irradiation of fruit and vegetables.— In: Food irradiation. Vienna : Intern. atomic energy agency, 1966, p. 571—578.

*Stallknecht G. F., Mirocha C. J.* Carbon dioxide fixation by uredospores of Uromyces phaseoli and its incorporation into cellular metabolites.— Phytopathology, 1970, **60**, N 9, p. 1338—1342.

*Stallknecht G. F., Mirocha C. J.* Fixation and incorporation of $CO_2$ into ribonucleic acid by germinating uredospores of Uromyces phaseoli.— Ibid., 1971, **61**, N 4, p. 400—405.

*Stotzky G.* Clay minerals and the microbial ecology.— Trans. N. Y. Acad. Sci., 1967, **30**, p. 11.

*Stotzky G., Schenck S.* Volatile organic compounds and microorganisms.— Brit Rev. Microbiol., 1976, **4**, N 3, p. 333—382.
*Suffling R., Smith D. W.* Litter decomposition studies using mesh bags: spillage inaccuracies and the effects of rapeated atrificial drying.— Ibid., 1974, **52**, N 10, p. 2157—2164.
*Sussman A. S.* Dormancy and spore gemination. In: The Fungi / Eds G. S. Ainsworth, A. S. Sussman. New York : Acad. Press, 1966, vol. 2, p. 733—764.
*Sussman A. S.* Longevity and survivability of fungi.— In: The Fungi / Eds G. S Ainsworth, A. S. Sussman. New York : Acad. press, 1968, vol. 3, p. 447—486.
*Taber R. A., Pettit R. E.* Occurence of thermophilic microorganisms in peanuts and peanut soil.— Mycologia, 1975, **67**, N 1, p. 157—161.
*Takai G.*— Agric. Chem. Soc. Jap., 1955, **29**, N 12.
*Tan K. K.* Interaction of near-ultraviolet, blue, red and farred light in sporulation of Botrytis cinerea.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1975, **64**, pt 2, p. 215—222.
*Tan K. K.* Light induced fungal development.— In: The Filamentous fungi. Developmental mycology / Eds J. E. Smith, D. R. Berry, 1978, vol. 3, p. 334—357.
*Tan K. K., Epton H. A. S.* Ultraviolet-absorbing compounds assotiated with sporulation in Botrytis cinerea.— Trans. Brit. mycol. Soc., 1974, **63**, pt 1, p. 157—167.
*Tan K. K., Epton H. A. S.* Further studies on light and sporulation in Botrytis cinerea.— Ibid., **62**, pt 1, p. 105—112.
*Tansey M. R., Brock T. D.* Isolation of thermophilie and thermotolerant fungi from hot spring effluents and thermal soils of Yellowstone National Park.— Bacteriol Proc., 1971, p. 36.
*Tansey M. R., Brock T. D* The upper temperature limit for eukaryotie organisms.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1972, **69**, N 9, p. 2426—2428.
*Tansey M. R, Brock T. D.* Dactylaria gallopava, a cause of avian encephalitis in hot spring effluents, thermal soils and selft-heated coal waste piles.— Nature, 1973, **242**, N 5394, p. 202—203.
*Tansey M. R., Brock T. D.* Microbial life at high temperatures ecological aspects.— In: Microbial life in extreme enviroments / Eds by D. J. Kushner. London : Acad. Press, 1978, p. 159—216.
*Tansey M. R., Jack M. A.* Crowth of thermophilie and thermotolerant fungi in soil in situ and in vitro.— Mycologia, 1977, **69**, N 3, p. 563—578.
*Tarcomnicu M., Beratlief Z., Diaconu V., Rotaru V.* Relatile cantitative dintre Fusarium graminearum Schw. si unele ciuperci isolate din sol si saminta de griu.— An. Inst. cerc. prot. plant., 1977, **13**, p. 55—59.
*Thornton R. H.* Fungi occurring in mixed oakwood and health soil profiles.— Ibid., 1956, **39**, N 4, p. 485—494.
*Thornton R. H.* Biological studies of some tussock-glassland soils. I. Introduction soils and vegetation.— New Zeal. J. Agric. Res., 1958, **1**, N 6, p. 613—623.
*Thornton R. H.* Biological studies of some tussock-glassland soils. II. Fungi.— Ibid., p. 923—939.
*Tinline R. D., Stauffer J. F., Dickinson J. G.* Cochliobolus sativus. III. Effect of ultraviolet radiation.— Can. J. Bot., 1960, **38**, N 3, p. 275—282.
*Tresner H. D., Backus M. P., Curtis J. T.* Soil microfungi in relation to the hardwood forest continuum in southern Wisconsin.— Mycologia, 1954, **46**, N 4, p. 314—333.
*Trinci A. J., Collinge A. J.* Spore formation in nitrogen and carbon starved cultures of Geotrichum candidum and Mucor racemosus.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1974, **62**, pt 1, p. 351—358.
*Tribe H. T., Mobadye S. A.* Growth of moulds on media prepared without organic nutrients.— Ibid., 1972, **58**, pt 1, p. 120—123.
*Trinci A. P. J., Whittaker C.* Self-inhibition of spore germination in Aspergillus nidulans.— Ibid., 1968, **51**, pt 3/4, p. 594—595.
*Tsiklinskaja P. W.* Sur les mucedines thermophiles.— Ann. Inst. Pasteur, 1899, **13**, N 4, p. 500—505.
*Tubaki K., Yokoyama T.* Successive Fungal flora on Sterilized Leaves.— In: Reprinted Inst. Ferment. Osaka, Research. Communications, 1971, N 5, p. 24—42.
*Tubaki K., Yokoyama T.* Successive fungal flora on sterilized leaves in the litter of forests. II.— Res. Commun. Inst. Ferment. Osaka, 1973a, **6**, p. 18—26.

*Tubaki K., Yokoyama T.* Successive fungal flora on sterilized leaves in the litter of forest. III.— Ibid., 1973 b, **6**, p. 27—49.
*Tubaki K., Saito T.* Endophragma alternata sp. nov. and other Hyphomycetes on Pinus leaves in Japan.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1969, **52**, N 3, p. 477—482.
*Udagawa S.-I., Furuya K., Horie Y.* Notes on some Ascomycetes microfungi from soil.— Bull. Nat. Sci. Museum, 1973, **16**, N 3, p. 503—520.
*Upadnyay R. S , Bharat Ral.* Ecological survey of Indian soil fungi with special reference to Aspergilli, Penicillia and Trichoderma.— Rev. Ecol. Biol. Soil., 1979, **16**, N 1, p. 39—50.
*Valadon L. R.* Carotenoids as additional taxonomic characters in fungi.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1976, **67**, pt 1, p. 1—15.
*Van Woert M. H.* Reduced nicotinamide-adenine ribonucleotide oxidation by melanin.— Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1968, **129**, N 1, p. 165—171.
*Veldkamp H.* A study of the aerobic decomposition of chitin my microorganisms.— Meded. Landbhoogesch. Wageningen, 1955, N 1, p. 127.
*Venkaterau R., Rangasuvanei G* Studies on the microbiology populations of paddy soil as influenced by mdisture perceutage and rice erop.— Indian. J. Exp. Biol., 1965, **3**, N 1, p. 16—18.
*Waksman S. A., Umbreit W. W., Cordon T. C.* Thermophilic actinomycetes and fungi in soils and in composts.— Soil Sci., 1939, **47**, N 1, p. 37—61.
*Waheeb H. B., Yusef H. M.* On the mycoflora of UAR soil.— Proc. Egyp. Acad. Sci., 1968, N 21, p. 119—126.
*Waid J. S.* Distribution of fungi within the decomposing tissues of ryegrass roots.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1957, **40**, pt 3, p. 391—406.
*Waksman S. A.* Soil fungi and their activities.— Soil. Sci., 1916, **2**, N 1, p. 186.
*Walstad J. D., Anderson R. F., Stambaugh W. J.* Effects of environmental conditions on two species of muscardine fungi (Beauveria bassiana and Metarrhizium anisopliae).— J. Invertebr. Pathol., 1970, **16**, N 2, p. 220—226.
*Warcup J. H.* The ecology of soil fungi.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1949, **34**, pt 4, p. 376—399.
*Warcup J. H.* The ecology of soil fungi.— Ibid., 1951, **34**, pt 1, p. 376—399.
*Warcup I. H.* The ecology of soil fungi.— Ibid., pt 3, p. 376—388.
*Warcup J. H.* The ecology of soil fungi.— Ibid., pt **4**, p. 376—399.
*Warcup J. H.* On the origin of colonies of fungi developing on soil dilution plates.— Ibid., 1955a, **38**, pt 2, p. 293—301.
*Warcup J. H.* Isolation of fungi from hyphae.— Nature, 1955b, **175**, p. 953.
*Warcup J. H.* Studies on the occurence and activity of fungi in a wheat fielf soil.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1957, **46**, pt 2, p. 237—252.
*Ward J. E., Jr, Cowley G. T.* Thermophilic fungi of some central South Carolina forest soils.— Mycologia, 1972, **64**, N 1, p. 200—205.
*Wearing A. H., Bargess L. W* Distribution of Fusarium roseum "graminearum" group and its mode of survival in eastern Australian wheat belt soil.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1977, **69**, pt 3, p. 429—442.
*Webb B. D., Triers H. D., Richardson L. R.* Inhibition of mould growth by γ-radiation.— Appl. Microbiol., 1959, **7**, N 4, p. 329—333.
*Weiser J.* Nemoči hmyzu.— Praha : Academia, 1965.— 554 s.
*Whei-Chu Chen Alice, Griffin D. M.* Soil physical factors and the ecology of fungi.— Trans. Brit. Mycol. Soc., 1966, **49**, pt 3, p. 419—426.
*Wiclow M. C., Bollen W. B., Denison W. C.* Comparison of soil microfungi in 40-yeur-old stands of pure alder, pure conifer and alger Conifer mixtures.— Soil Biol. and Biochem., 1974, N 6, p. 73—78.
*Wisser S., Parkinson D.* Fungal succession on aspen poplar leaf litter.— Can. J. Bot., 1975, **53**, N 16, p. 1640—1651.
*Witkamp M.* Microbiol. polukations of leaf litter in relation to envir onmental conditions and decomposition.— J. Ecol., 1963, **44**, N 2, p. 370—377.
*Witkamp M.* Decomosition of leaf litter in relation to environment microflora and microbial respiration.— Ibid., 1966, **47**, N 2, p. 194—207.
*Woronick Ch. G., Johnson M. J.* Carbon dioxide fixation by cell-free extracts of Aspergillus niger.— J. Biol. Chem., 1960, **235**, N 1, p. 9—15.
*Youssef Y. A.* On the fungal flora of Libyan Soils.— Arch. Mycrobiol., 1974, **99**, N 2, p. 167—173.

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие (В. И. Билай) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3

МИКРОМИЦЕТЫ — КОМПОНЕНТЫ ПОЧВЕННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ (ФРАГМЕНТЫ К ЭКОЛОГИИ ПОЧВЕННЫХ МИКРОМИЦЕТОВ) (В. И. Билай) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5

ВИДОВОЙ СОСТАВ МИКРОМИЦЕТОВ ОКУЛЬТУРЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ . . . . . . . . . . . . . . . 33

Микромицеты почв под посевами пшеницы (И. А. Элланская) . . . . . 33
Микромицеты почв под посевами ячменя и овса (Т. С. Кириленко) . . . 47
Микромицеты почв рисовых полей (А. С. Бухало) . . . . . . . . . 84
Микромицеты почв плодовых насаждений (В. Ф. Павленко) . . . . . 92
Микромицеты почв заповедных степей (Э. З. Коваль) . . . . . . . . 114
Видовой состав почвенных микроскопических грибов пойменно-луговых и луговых почв Украины (Н. Н. Жданова) . . . . . . . . . . . . 129
Микромицеты почв сосновых насаждений (А. Г. Шеховцов) . . . . . . 139

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ПОЧВЕННЫХ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ . . . . . . . . . . . . . . . . . . 155

Гифомицеты лиственного опада (В. Н. Борисова) . . . . . . . . . . 155
Энтомофильные грибы в почвах (Э. З. Коваль) . . . . . . . . . . . 180
Распространение и генезис термофильных грибов (Т. И. Билай, В. А. Захарченко) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 201
Особенности экологии темноцветных дейтеромицетов (Н. Н. Жданова, А. И. Василевская) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 213

Список литературы . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 235

*Вера Иосифовна Билай, Ирина Александровна Элланская, Таисия Семеновна Кириленко, Ася Сергеевна Бухало, Вера Филипповна Павленко, Элеонора Захаровна Коваль, Нелли Николаевна Жданова, Александр Григорьевич Шеховцов, Валерия Николаевна Борисова, Тарас Иванович Билай, Валентина Алексеевна Захарченко, Антонина Ивановна Василевская*

# МИКРОМИЦЕТЫ ПОЧВ

Утверждено к печати ученым советом
Института микробиологии и вирусологии
им. Д. К. Заболотного АН УССР

Редактор *Т. Д. Станишевская*

Оформление художника *В. С. Жиборовского*

Художественный редактор *Б. И. Прищепа*

Технический редактор *Т. С. Березяк*

Корректоры *С. А. Доценко, Л. Г. Бузиашвили, Л. Н. Регета*

Информ. бланк № 6255.

Сдано в набор 03.11 83. Подп. в печ. 15 05 84. БФ 03413. Формат 60×90/16. Бум. тип. № 1. Лит гарн. Выс. печ. Усл. печ. л. 16,5. Усл. кр.-отт. 16,5. Уч.-изд. л. 18,86. Тираж 1000 экз. Заказ № 3—2875. Цена 3 р. 10 к.

Издательство «Наукова думка». 252601 Киев 4, ул. Репина, 3.

Отпечатано с матриц Головного предприятия республиканского производственного объединения «Полиграфкнига». 252057, Киев, ул. Довженко, 3 в Нестеровской городской типографии, Нестеров, Львовской обл., ул. Горького, 8. Зак. 4341.